



Vlaanderen
is wetenschap

Syntheserapport: ecosysteemfunctioneren & voedselweb van de Zeeschelde

Kennisintegratie onderzoek & monitoring

Frank Van de Meutter, Gunther Van Ryckegem, Erika Van den Bergh

INSTITUUT
NATUUR- EN BOSONDERZOEK

Auteurs:

Frank Van de Meutter , Gunther Van Ryckegem , Erika Van den Bergh 

Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek

Reviewers:

Nicolas Vanermen

Het INBO is het onafhankelijk onderzoeksinstituut van de Vlaamse overheid dat via toegepast wetenschappelijk onderzoek, data- en kennisontsluiting het biodiversiteitsbeleid en -beheer onderbouwt en evalueert.

Vestiging:

Herman Teirlinckgebouw

INBO Brussel

Havenlaan 88 bus 73, 1000 Brussel

vlaanderen.be/inbo

e-mail:

Frank.Vandemeutter@inbo.be

Wijze van citeren:

Van de Meutter F., Van Ryckegem G. en Van den Bergh E. (2025). Syntheserapport: ecosysteemfuncties & voedselweb van de Zeeschelde. Kennisintegratie onderzoek & monitoring. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2025 (24). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.
DOI: doi.org/10.21436/inbor.124354825

D/2025/3241/162

Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2025 (24)

ISSN: 1782-9054

Verantwoordelijke uitgever:

Hilde Eggermont

Foto cover:

Yves Adams / Vilda

Dit onderzoek werd uitgevoerd in opdracht van:

MOW afdeling Maritieme Toegang

DEPARTEMENT
MOBILITEIT &
OPENBARE
WERKEN



Dit werk valt onder een [Creative Commons Naamsvermelding-GelijkDelen 4.0 Internationaal-licentie](https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/).

SYNTHESE RAPPORT:
ECOSYSTEEMFUNCTIONEREN & VOEDSELWEB
VAN DE ZEESCHELDE.
Kennisintegratie onderzoek & monitoring

Van de Meutter Frank, Van Ryckegem Gunther, Van den Bergh Erika

doi.org/10.21436/inbor.124354825

Dankwoord/Voorwoord

Dit rapport is een synthese van onnoemlijk veel werk van veldmedewerkers, collega onderzoekers binnen inbo, maar ook van vele onderzoekers in andere onderzoeksinstituten. Een rapport als dit is niet mogelijk zonder de inzet en kennis van al deze mensen. Een groot deel van dit werk gebeurt onder het toezicht en met de steun van de VNSC en de partners in beide landen, voor de Vlaamse zijde is dit de afdeling Maritieme Toegang (MOW). Een speciaal woord van dank gaat uit naar Frederik Roose (Maritieme Toegang) voor het mee overzien, aansturen en steunen van monitoring en onderzoek op de Zeeschelde. Dit rapport maakt ook uitgebreid gebruik van de resultaten uit het OMES onderzoeksprogramma en de bijbehorende rapporten waaruit met toestemming verschillende figuren gerecycleerd werden. Waardevolle input op eerdere versies van dit rapport werd in dank aanvaard van Alexander Van Braeckel, Joost Vanoverbeke, Nicolas Vanermen.

Samenvatting

"The first law of ecology is that everything is connected to everything else." – Barry Commoner
(The Closing Circle, 1971)

Het Zeeschelde-ecosysteem is een uniek en extreem waardevol stuk natuur in Vlaanderen. Binnen de maatschappelijke randvoorwaarden en onder heersende omgevingsdrukken wordt er gestreefd om de kwaliteit van dit ecosysteem te vrijwaren. Een zeer belangrijke stap om dit te kunnen verwezenlijken is door een strikte opvolging van de toestand (**monitoring**) en door het begrijpen van hoe het ecosysteem werkt, en wat de impact is van de randvoorwaarden en omgevingsdrukken (**onderzoek**). Onderzoek en vooral monitoring zijn in een formeel kader gegoten met de opstart van de OMES en MONEOS monitoringprogramma's. Deze georkestreerde, gefocuste aanpak en de accumulatie van monitoringdata zijn een katalysator gebleken voor meer diepgaand onderzoek met internationale weerklank. De voorbij ca. 20 jaar is van hieruit een zeer groot aantal databanken, rapporten en wetenschappelijke publicaties verschenen over het ecosysteem Zeeschelde.

Vanuit een noodzaak in functie van aankomende beleidsinitiatieven (bv. Sigma³, vernieuwing van onderzoeksagenda Natuur binnen VNSC), maar ook als hulp bij periodieke systeem-evaluaties én als richtinggevend document voor nieuw onderzoek, groeide de idee om een synthese te maken van bestaande data en kennis. Daar waar de ambitie van een klassieke synthese vaak niet verder gaat dan alle puzzelstukken samen brengen, willen we hier expliciet proberen om de puzzelstukken zoveel als kan in elkaar te passen, en zowel de samenhang te ontdekken als te ontdekken welke essentiële puzzelstukken er nog ontbreken.

Dit rapport richt zich op een specifiek aspect van het Zeeschelde-ecosysteem, namelijk het ecosysteemfunctioneren. Daaronder wordt binnen dit rapport verstaan, de voornaamste voedselrelaties tussen soorten (**voedselwebben**), en de relatie tussen voedselwebben en de **basis energiebronnen** waarop deze voedselwebben gebouwd zijn: primaire productie enerzijds en detritus anderzijds. Het belang van deze twee basis-energiebronnen voor het voedselweb (beter: de voedselwebben) en de diversiteit van soorten binnen de voedselwebben van de Zeeschelde, is drastisch veranderd de voorbije decennia als gevolg van de **ecosysteemshift**. De ecosysteemshift in zijn beknoptste vorm is een transitie van een zuurstofloze (-arme) toestand naar een zuurstofrijke toestand, maar de gevolgen rijken tot in de diepste vezels van het ecosysteem. Het rapport start daarom met de beschrijving van hoe, waar, wanneer en vooral waarom deze ecosysteemshift is opgetreden. Daarbij gaat veel aandacht naar de basis energiebronnen van het voedselweb, naar hoe deze veranderden en naar welke externe factoren de veranderingen in deze basis energiebronnen aansturen. Daarop verder bouwend wordt de bestaande kennis in voedselrelaties tussen de belangrijkste soorten binnen de Zeeschelde schematisch weergegeven in voedselwebhypotheses, met focus op de zoete en oligohaliene delen van de Zeeschelde. Op die manier wordt kennis over de basis energiebronnen doorvertaald naar de zichtbare soorten waarop beleid doorgaans gebaseerd is.

Binnen de Zeeschelde is het voedselweb dat verder bouwt op de **detritus-basis-energiebron** relatief belangrijk, het bepaalt wellicht rechtstreeks de systeembiomassa van vissen zoals bot en van overwinterende eenden. Tegelijk hebben we weinig of geen kennis over wat de variatie (ruimtelijk, temporeel) in (metabolisch bruikbaar i.e. label) detritus aanstuurt. Vanuit deze vaststellingen werken we een **nieuw conceptueel kader** uit hoe hier mee aan de slag te gaan. Dit nieuwe concept geeft argumenten voor een verband tussen CBOD (*carbonaceous biochemical oxygen demand*), het zuurstofverbruik van dode organische partikels in het

Schelde water, en de beschikbaarheid van labiel detritus voor detritivoren in het voedselweb. Doordat de CBOD verandert doorheen de tijd en overheen het Zeeschelde-estuarium, ontstaat variatie in de draagkracht van detritivoren, en de soorten die leven van detritivoren (zie hoger).

Dit rapport sluit af met een overzicht van **kennislacunes**, van belangrijke sturende factoren die hier buiten beschouwing werden gelaten, en van mogelijke pistes voor verder onderzoek. Een goed voorbeeld van een sturende variabele die niet beschouwd werd is de geomorfologie. Voedselwebben en de eventueel daaruit af te leiden draagkracht in dit rapport gaan uit van een statische geomorfologie, terwijl ecosysteemfunctioneren en vooral draagkracht net zeer sterk beïnvloed worden door geomorfologie, habitatooppervlaktes, en habitatconfiguraties.

Aanbevelingen voor beheer en/of beleid

Beleid en beheer binnen een maatschappelijk en ruimtelijk complexe context, waarbij verschillende belangen moeten worden afgewogen, is sterk gebaat bij een goede kennis van de toestand, de sturende variabelen en de effectketens van een systeem. Dergelijke kennis laat toe om te anticiperen, om vooraf nadelige effecten te mitigeren en om ingreep-efficiëntie te optimaliseren. Voor het complexe Zeeschelde-ecosysteem geeft dit synthesesrapport een samenvatting van met name de sturende variabelen van het voedselweb, en van het raderwerk onder de motorkap (de voedselwebstructuur) bij de belangrijke gemeenschap van vogels en waterdieren. Daardoor kan beleid en beheer potentiële effectketens identificeren van beheer en beleidsinitiatieven, en ontstaat een raamwerk waarbinnen zowel historische, huidige als toekomstige veranderingen in het ecosysteem kunnen worden begrepen. Daarnaast geeft dit rapport een summier overzicht van belangrijke kennislacunes die kunnen bijdragen aan een beter begrip van het ecosysteemfunctioneren van de Zeeschelde.

English abstract

"The first law of ecology is that everything is connected to everything else." – Barry Commoner
(The Closing Circle, 1971)

The Zeeschelde ecosystem is a unique and extremely valuable natural area in Flanders. Within societal constraints and under prevailing environmental pressures, efforts are made to safeguard the quality of this ecosystem. A crucial step in achieving this goal is the rigorous **monitoring** of its condition and an understanding of how the ecosystem functions, as well as assessing the impact of these constraints and pressures through **research**. Research and, in particular, monitoring have been formally structured through the establishment of the OMES and MONEOS monitoring programs. This coordinated, focused approach and the accumulation of monitoring data have proven to be catalysts for more in-depth research with international recognition. Over the past two decades, a vast number of databases, reports, and scientific publications on the Zeeschelde ecosystem have emerged from these efforts.

Due to the necessity of upcoming policy initiatives (e.g., Sigma³, renewal of the Nature research agenda within VNSC), as well as for periodic system evaluations and as a guiding document for new research, the idea arose to synthesize existing data and knowledge. Whereas the ambition of a traditional synthesis is often limited to assembling all pieces of the puzzle, this report explicitly aims to fit the pieces together as much as possible—to uncover both the interconnections and the missing essential elements.

This report focuses on a specific aspect of the Zeeschelde ecosystem: ecosystem functioning. In this context, ecosystem functioning refers to the primary trophic relationships between species (food webs) and the relationship between these food webs and the fundamental energy sources upon which they are built—namely, primary production on one hand and detritus on the other. The importance of these two fundamental energy sources for the food web (or rather, food webs) and the diversity of species within the Zeeschelde's food webs has drastically changed over the past decades as a result of an ecosystem shift. The ecosystem shift, in its most concise form, represents a transition from an oxygen-depleted (or oxygen-poor) state to an oxygen-rich state, but its consequences reach deep into the very fabric of the ecosystem.

Therefore, the report begins with a description of how, where, when, and most importantly, why this ecosystem shift occurred. Special attention is given to the fundamental energy sources of the food web, how they have changed, and which external factors drive these changes. Building on this, existing knowledge of trophic relationships between key species in the Zeeschelde is schematically represented in food web hypotheses, with a focus on the freshwater and oligohaline sections of the Zeeschelde. This approach translates knowledge of fundamental energy sources into a framework that highlights the visible species on which policy decisions are typically based.

Recognizing that within the Zeeschelde, the food web reliant on detritus as an energy source is relatively important (as it directly influences, for example, the populations of flounder and overwintering ducks), yet there is little to no understanding of the spatial and temporal variation in (metabolically available, i.e., labile) detritus, a new conceptual framework has been developed to address this gap. This new concept proposes a hypothetical link between CBOD (carbonaceous biochemical oxygen demand), the oxygen consumption of dead organic particles in the Scheldt water, and the availability of labile detritus for detritivores within the

food web. Since CBOD fluctuates over time and across the Zeeschelde estuary, variations arise in the carrying capacity for detritivores and the species that depend on them.

The report concludes with an overview of knowledge gaps, key driving factors that have not been considered, and possible avenues for further research. A notable example of an excluded driving variable is geomorphology. The food webs and the inferred carrying capacities in this report assume a static geomorphology, whereas ecosystem functioning—and particularly carrying capacity—is significantly influenced by geomorphology, habitat surface areas, and habitat configurations.

Inhoudstafel

Dankwoord/Voorwoord	2
Samenvatting	3
Aanbevelingen voor beheer en/of beleid	5
English abstract	6
Lijst van figuren	10
1 Inleiding.....	14
1.1 De Vlaams – Nederlandse onderzoeksagenda	14
1.2 Aanleidingen.....	14
1.3 Doelstelling.....	15
1.4 opzet.....	15
2 Het Zeeschelde ecosysteem onder de loep	17
2.1 Energiebronnen.....	17
2.1.1 Van allochtone naar autochtone energiebronnen	17
2.1.1.1 Fase 1: Een heterotrofe, hypertrofe, zuurstofarme en soortenarme Zeeschelde.....	17
2.1.1.2 Fase 2: de overgang – via “flikkering” naar een nieuwe zuurstofrijke toestand	19
2.1.1.3 Fase 3: een autotrofe, soortenrijke Zeeschelde die niet (?) meer gelimiteerd wordt door zuurstofgebrek	22
2.1.1.4 Recente evoluties: toenemende troebelheid en saliniteit?	23
2.1.2 Detritivore en autotrofe energiebronnen in de Zeeschelde en hun relatief belang in ruimte en tijd.....	25
2.1.2.1 Autotrofe productie	27
2.1.2.1.1 Pelagische algen: fytoplankton	27
2.1.2.1.2 Benthische algen: microfyto­benthos	31
2.1.2.2 Detritivore heterotrofe productie (DHP)	33
2.1.3 Samenvatting.....	40
2.2 Het benthisch voedselweb in de Zeeschelde	42
2.2.1 Het benthisch voedselweb van natuurlijke zachte slikken.....	44
2.2.2 Het benthisch voedselweb van antropogeen harde substraten	52
2.3 Het pelagisch voedselweb in de Zeeschelde	56
2.3.1 Autotrofe en heterotrofe productie en het zoöplankton	56
2.3.1.1 Micro- en mesozöoplankton.....	56
2.3.1.1.1 De oligohaliene, saliniteitsgradiënt en mesohaliene zone.....	56
2.3.1.1.2 De zoete Zeeschelde.....	57
2.3.1.2 Het macro-zöoplankton	57

Lijst van figuren

- Figuur 2-1: Twee voorbeelden van voedselweb hypothesen voor de oligohaliene zone, na 2007. De getoonde voedselrelaties zijn met name zomerrelaties. De basis energiebronnen zijn detritus en fytoplankton (diatomeeën). 17
- Figuur 2-2: Schematisch model van zuurstofcompetitie in een hypertroof systeem (boven, Zeeschelde zonder voldoende waterzuivering) en een eutroof systeem (onder, Zeeschelde met voldoende waterzuivering). Rechts een modelweergave met stabiliteitszones van een systeem met alternatieve stabiele toestanden gereguleerd door vuilvracht (boven: hoog, onder: laag). Een bruine bol geeft de zuurstofloze toestand weer, de blauwe bol de zuurstofrijke. Vuilvracht moduleert het virtueel stabiliteitslandschap: enkel de zuurstofloze toestand is mogelijk bij zeer grote vuilvracht (hypertrofie), bij een lagere of meer gezuiverde vuilvracht kan zowel een zuurstofloze als een zuurstofrijke toestand, vaak is een van beiden waarschijnlijker. Door een systeemschok kunnen toestanden in elkaar overgaan. Primaire productie is het positieve feedback mechanisme dat de zuurstofrijke toestand promoot. 19
- Figuur 2-3: Tijdsverloop van de cumulatieve waterzuiveringsinspanning per deelzone van de Zeeschelde en de Rupel in miljoen inwoners equivalenten (IE). Figuur overgenomen uit Maris et al. (2015). 19
- Figuur 2-4: Zomergemiddeldes evoluties per deelzone van de Zeeschelde van zuurstofconcentraties in relatie tot gezuiverd vuilvrachtvolume (in miljoen inwoners equivalenten) en tijd. De zomer is het seizoen met de hoogste biologische activiteit – vandaar de keuze voor zomergemiddeldes (figuur uit Maris et al., 2016). 21
- Figuur 2-5: Meetreeks zuurstofverzadiging aan meetstation Dendermonde met aanduiding van de ecosysteemshift en periode van “flikkering”. (figuur uit Maris et al., 2016) 21
- Figuur 2-6: Surface plot van maandelijkse of tweewekelijkse metingen van zuurstof in de Zeeschelde. Waarden onder de 2.5 mg/l zijn in roodkleuren, waarden onder de 5 mg/l zijn afgelijnd met zwarte contouren. Groene punten duiden op oversaturatie. (uit Maris et al., 2024). 22
- Figuur 2-7: Evolutie doorheen de tijd van gehalte SPM bij oppervlakte schepstalen in de Zeeschelde. (bron Maris et al. 2024). 23
- Figuur 2-8: Dieptegemiddelde SPM concentratie (volledige waterkolom) voor winter (links) en zomer (rechts). In blauw de periode 2002–2008, in rood 2009–2022 (2022 met zwarte lijn). (figuur overgenomen uit Maris et al., 2024) 24
- Figuur 2-9: Verandering (deltawaardes) in Chloridegehalte in Temse, Dendermonde en Melle, tussen 1998 en 2020. (bron Maris et. al. 2020). 25
- Figuur 2-10: Vereenvoudigde schematische weergave van de grote “compartimenten” in het voedselweb van de Zeeschelde. De onderste laag bepaalt de draagkracht, ofwel de hoeveelheid organismen in de bovenliggende lagen. Om de grootte van de onderste lagen te kennen, moeten we autotrofe (PP) en detritivore heterotrofe productie (DHP) en biomassa kwantificeren. De bijdrage van DHP versus PP voor het pelagisch of bentisch compartiment, is niet exact gekend, en wordt hier kwalitatief weergegeven. In de Zeeschelde veranderde de bijdrage van PP en DHP aan het voedselweb doorheen de tijd, en ze verschilt naargelang de locatie (zie eerder, zie verder). 26

////////////////////////////////////

1 INLEIDING

1.1 DE VLAAMS – NEDERLANDSE ONDERZOEKSAGENDA

Eind vorige eeuw groeide het besef dat onafhankelijke sectorale maatregelen (toegankelijkheid, veiligheid en natuurlijkheid) elkaar sterk (negatief) konden beïnvloeden in het Schelde-estuarium en dat een meer integrale aanpak nodig was om al deze functies blijvend te garanderen. Er maakte geleidelijk een nieuwe tijdsgeest opgang waarbij de complexiteit van het estuariene ecosysteem meer en meer onderkend werd. De nieuwe inzichten werden vastgelegd in de Vlaams-Nederlandse Lange Termijn Visie voor het Schelde estuarium (LTVS 2030) en geconcretiseerd in de memoranda van Kallo (2001) en Vlissingen (2002), de Scheldeverdragen (2005) en de Ontwikkelingsschets 2010 (ProSes, 2005), waarvan ook het SigmaPlan integraal deel uitmaakt. In deze overeenkomsten onderschrijven beide partijen de nood aan gezamenlijke langlopende monitorings- en onderzoekprogramma's ter ondersteuning voor de grensoverschrijdende samenwerking (Vlissingen, 2002) en aan een geregelde toetsing van de evolutie en de effecten van de uitgevoerde maatregelen (Scheldeverdragen, 2005).

Gemeenschappelijk onderzoek

Het gezamenlijk onderzoeksprogramma ging van start in 2003 (LTV O&M) en wordt sinds 2014 gestructureerd in de zogenaamde Agenda voor de toekomst O&M. Het hoofddoel van dit programma is om hiaten in de kennis, nodig ter ondersteuning van het gezamenlijk beheer en beleid, te duiden en in te vullen.

Geïntegreerde monitoring

Voor het gemeenschappelijk monitoring programma MONEOS (MONitoring Effecten OntwikkelingsSchets) (Meire & Maris, 2008) zijn lopende Vlaamse en Nederlandse monitoringactiviteiten op elkaar afgestemd en aangevuld met wat ontbrak. Het OMES monitoring programma (Onderzoeksprogramma Milieu-Effecten SigmaPlan), opgestart in december 1995 is daar voor de Zeeschelde een belangrijk onderdeel van. MONEOS is gericht op de basisparameters voor het goed functioneren van het estuariene ecosysteem.

Gezamenlijke beleidsevaluatie

De EvaluatieMethodiek voor het Schelde Estuarium (EMSE) is, in meerdere fasen, opgesteld om 6 jaarlijks te evalueren hoe het estuariene ecosysteem functioneert en evolueert. De evaluatie gebeurt op basis van MONEOS data met aandacht voor draagkracht, energie- en stofstromen en trofische relaties naast waterbeweging en bevaarbaarheid. Gaandeweg verbreedden en verdiepten de inzichten in het ecosysteemfunctioneren en verhelderde EMSE tot een methodiek die de veelheid aan data volgens ecologische verhaallijnen bespreekt (Holzhauer et al., 2011).

1.2 AANLEIDINGEN

Trofische relaties in de Zeeschelde

Voor het gezamenlijk onderzoeksprogramma werkt INBO sinds 2017, in opdracht van de afdeling Maritieme Toegang, aan een aantal onderzoeksvragen rond trofische relaties in de Zeeschelde. Tot hiertoe lag de focus op de hogere trofische niveaus in de zoete en oligohaliene

////////////////////////////////////

zone. Zoete en zwak brakke delen van estuaria zijn traditioneel weinig bestudeerd doordat ze relatief zeldzaam zijn en buiten het klassieke werkingsgebied liggen van zowel mariene ecologen als van zoetwaterecologen (Odum, 1988; Muylaert, 1999). Zo is bijvoorbeeld de premisse, waarop de verwachtingen rond benthosbiomassa voor de Zeeschelde gebaseerd is, (Holzhauer et al., 2011; Maris et al., 2014) tot hiertoe benaderend opgesteld bij gebrek aan kennis over zoete estuaria. Bovendien veranderde het ecosysteem van de Zeeschelde sterk in deze zones in de periode 2003–2007. Met de verbetering van de zuurstofhuishouding kwamen er hogere trofische niveaus bij in het veranderende pelagische voedselweb en traden lokaal sterke dalingen op in de densiteiten binnen de benthisch trofisch niveaus. Er was dus nood verdiepende studies in deze zones van de Zeeschelde.

De Schelde op weg naar een mooie toekomst? (Herman, 2022)

In dit belanghebbend document geeft professor Peter Herman de stand van zaken en de huidige knelpunten in het Schelde-estuarium weer op basis van MONEOS resultaten en van zijn algemene systeemkennis. Het document focust op opvallende positieve en zorgwekkende trends in het systeem. De uiteenzettingen over de Zeeschelde zijn echter zeer beperkt: “Deze summier samenvatting doet de bestaande kennis over de Zeeschelde geen recht aan, maar het is aan anderen om dieper in te gaan op de trends en ontwikkelingen”.

SIGMA³

Momenteel bereidt De Vlaamse Waterweg (DVW) de optimalisatie en verdere toekomstgerichte uitwerking van het Geactualiseerde Sigma-plan voor, als antwoord op de voortschrijdende inzichten en nieuwe uitdagingen die naar voren komen uit de resultaten van verschillende studies, waaronder de meest recente IPCC-rapporten en de zesjaarlijkse evaluatierapportages van de Vlaams-Nederlandse Scheldec commissie. Het maatregelenpakket dat uit de waaier van mogelijkheden tenslotte geselecteerd wordt, moet goed onderbouwd en afgewogen zijn.

De Agenda voor de Toekomst

In 2023 eindigde de lopende Agenda voor de Toekomst en een nieuwe cyclus dient zich aan. INBO trachtte vooral het voedselweb in de Zeeschelde en de evolutie daarin in kaart te brengen en te begrijpen. Daarbij werden heel uiteenlopende onderzoeksmethodes toegepast en de resultaten zijn in verschillende rapporten gepubliceerd. Andere partners (UA, Deltares, NIOZ, WL) werkten ondertussen aan complementaire onderzoeksvragen van de Agenda voor de Toekomst en ook daar werden inzichten in het ecosysteem functioneren verdiept.

1.3 DOELSTELLING

Al het bovenstaande is samen aanleiding tot dit rapport. We leggen alle puzzelstukjes samen en willen de huidige ecosysteeminzichten overzichtelijk weergeven, met focus op het voedselweb, trofische relaties, en de sturende variabelen die met name de bottom-up controle van het Zeeschelde-ecosysteem aandrijven. We trachten zo goed als mogelijk prangende kennishiaten te duiden als input voor de volgende onderzoeksagenda.

1.4 OPZET

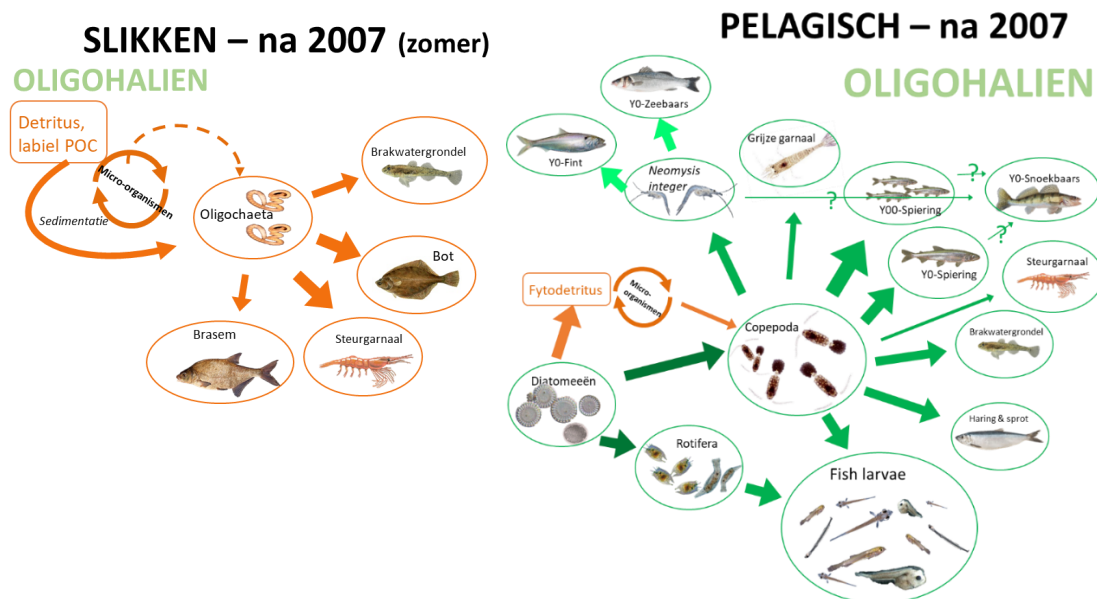
Het correct bijeen puzzelen van alle stukjes informatie uit recent Schelde onderzoek vergt op zich allicht al verder onderzoek. Hier willen we een aanzet geven, met vooral de nadruk op de door INBO gerealiseerde nieuwe inzichten, om tot een beter systeeminzicht te komen. De focus ligt op stofstromen in relatie tot het voedselweb. Dit overzicht gaat grotendeels voorbij

aan de functie van schorren en richt zich vooral op het bentho-pelagisch voedselweb van het onbegroeide intertidaal en het subtidaal. Ook wordt beperkt of niet ingegaan op evoluties in habitatoppervlaktes, algemene hydrodynamische en morfologische veranderingen of effecten van toenemende verstoringen zoals bijvoorbeeld scheepvaart. De hier voorgestelde interpretatie van ecosysteemfunctioneren kan wel als basis dienen om effecten van verstoringen of veranderingen in te schatten. Tussentijdse inzichten zijn al in beknopte wijze opgenomen in het Systeemanalyse rapport voor het gehele Schelde-estuarium (VNSC, 2019).

De structuur van het rapport volgt grotendeels de doorstroomrichting van energie doorheen het systeem zoals voor de verhaallijnen van het zandloperprincipe (VNSC, 2022): van de basis tot de hoogste trofische niveaus. In het eerste deel wordt vrij veel aandacht besteed aan processen en factoren die autotrofe en heterotrofe productie in het systeem bepalen. Het aandeel autotrofe en heterotrofe productie in het ecosysteem varieert sterk doorheen de ruimte en de tijd en een goed begrip daarvan is essentieel om de werking van dit deel van het estuarium te begrijpen.

Als een rode draad doorheen het hele rapport loopt de systeemomslag, het na decennia van zuurstofloosheid weer zuurstofrijk en soortenrijk worden van de zoete en oligohaliene Zeeschelde. In de voorbije decennia was dat veruit de belangrijkste gebeurtenis in het ecosysteem. Die overgang voltooide zich na de millenniumwende, en om de temporele complexiteit te reduceren, en omdat we vooral recent veel gedetailleerde kennis over het systeem hebben verworven, focust dit rapport vooral op de periode na 2000. In elk hoofdstuk is er aandacht voor de situatie vóór en na de systeemomslag en gaan we dieper in op hoe de systeemomslag als een waterval doorheen het systeem gedenderd is. De belangrijkste principes achter de systeemomslag worden evenwel toegelicht in 2.1.1.

2 HET ZEESCHELDE ECOSYSTEEM ONDER DE LOEP



Figuur 2-1: Twee voorbeelden van voedselweb hypothesen voor de oligohaliene zone, na 2007. De getoonde voedselrelaties zijn met name zomerrelaties. De basis energiebronnen zijn detritus en fytoplankton (diatomeeën).

2.1 ENERGIEBRONNEN

2.1.1 Van allochtone naar autochtone energiebronnen

Van allochtone naar autochtone energiebronnen, van overwegend heterotroof naar voornamelijk autotroof, van zuurstofloos naar zuurstofrijk: al deze verschillende fases beschrijven eenzelfde fenomeen — de ecosysteemomslag. Een beschrijving van de werking van het huidige ecosysteem Zeeschelde kan niet voorbij gaan aan de turbulente recente geschiedenis ervan. Tot voor kort functioneerde het ecosysteem op een totaal andere manier dan nu, en die andere werking heeft enorme gevolgen voor de rijkdom en complexiteit van de levensgemeenschappen. We beginnen dit rapport met een beschrijving van die recente veranderingen, en de mechanismen die er verantwoordelijk voor waren.

Het werkingsmechanisme van de primaire voedselbronnen van een estuarium (Hummel et al., 1988; Hamerlynck et al., 1993) en de veranderingen doorheen de tijd, toegepast op de Zeeschelde worden uitstekend toegelicht en geïllustreerd in de verschillende OMES en MONEOS rapporten (Maris & Meire, 2016; Maris et al., 2020b; Van Ryckegem et al., 2020, 2023). Hier worden de meest relevante fragmenten hernomen en aangevuld met nieuwe inzichten.

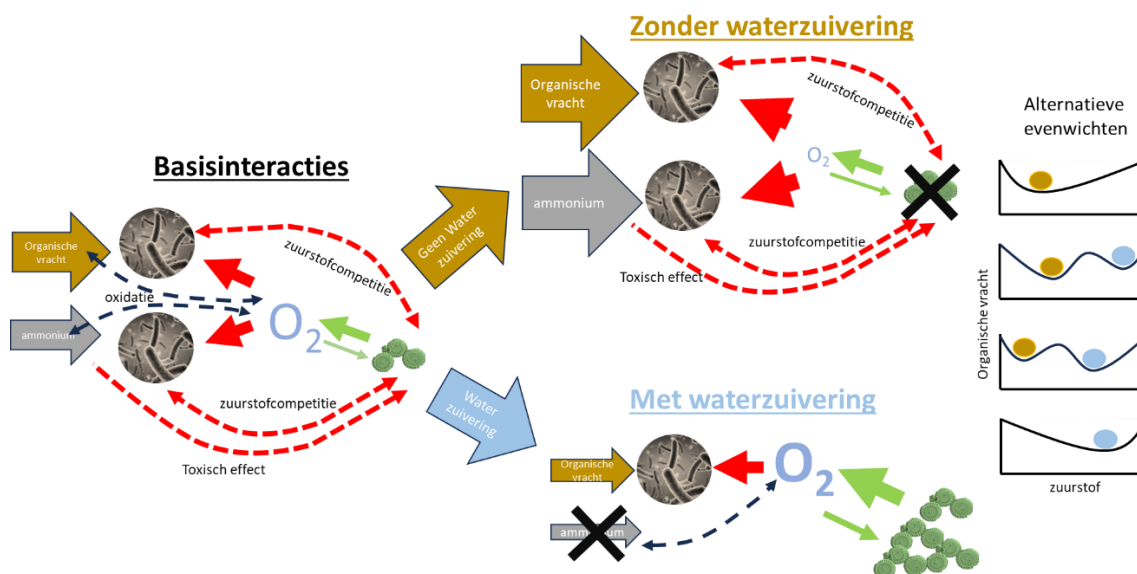
2.1.1.1 Fase 1: Een heterotrofe, hypertrofe, zuurstofarme en soortenarme Zeeschelde

Zoals alle grote ecosystemen, draait het ecosysteem van de Zeeschelde op een energiemix van organische moleculen en zonlicht. Microbiële gemeenschappen en een resem grotere

benthische macro-invertebraten leven van de afbraak en mineralisatie van dood organisch materiaal. Dit noemen we detrivore heterotrofe productie (DHP). Hogere trofische niveaus, die leven op een dieet van andere organismen, worden ook als heterotroof beschouwd, maar we noemen dit hier de predatore heterotrofe productie (PHP) (zowel begrazing van planten/algen als het consumeren van andere dieren is een vorm van predatie). De PHP is een generiek onderdeel van alle voedselwebben, en wordt in dit hoofdstuk over basis energiebronnen buiten beschouwing gelaten.

Autotrofe organismen, zoals bepaalde bacteriën, fytoplankton, algen en schorvegetaties groeien en bouwen via fotosynthese organische stof op uit CO₂ en nutriënten. Dit noemen we Primaire Productie (PP). Autotrofe gemeenschappen zijn de belangrijkste biotische basiselementen van het estuariene voedselweb. PP is de eigenlijke energiebron van het systeem die nieuwe organische stof synthetiseert, terwijl heterotrofe organismen al bestaande organische stof recyclen. Het bijzondere aan estuaria is dat niet alleen autochtone productie (PP+HP) dood organische materiaal oplevert voor heterotrofe productie, maar dat vanuit het hele stroomgebied een continue stroom dode organismen en afvalstoffen naar het estuarium wordt gevoerd. Deze aanvoer noemen we de allochtone input, en is in estuaria veel belangrijker dan in de meeste andere ecosystemen. Door het tegenduwende getij vertraagt de netto afvoer in het estuarium en wordt veel aangevoerd organisch materiaal ter plaatse afgezet of opgebruikt (Temmink et al., 2022). Doordat we waterlopen als afval-afvoerkanalen zijn gaan gebruiken is daar nog een enorme antropogene vuilvracht bovenop gekomen (vooral afvalwater van huishoudens). Niet alleen de concentraties van organische moleculen maar ook van nutriënten zoals ammonium en fosfaatverbindingen werden extreem hoog en we kregen een uitermate voedselrijke of hypertrofe situatie (Brion et al., 2015). Dit is de toestand van de Zeeschelde anno 1960–1980.

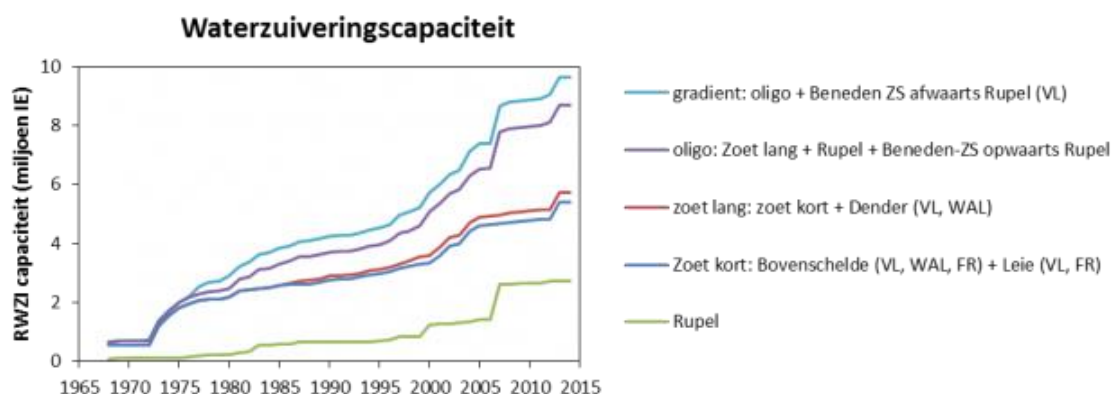
De gevolgen van hypertrofie voor een estuarien ecosysteem zijn gigantisch. De microbiële gemeenschap groeit sterk aan. De zuurstofvraag nodig voor de microbiële afbraak van koolstofverbindingen (de '*Carbonaceous Biological Oxygen Demand*' of CBOD) en voor de bacteriële nitrificatie van ammonium ('*Nitrogen Oxygen Demand*', NOD) loopt zo hoog op dat vrijwel alle zuurstof in het water opgebruikt wordt. De aerobe bacteriën ondervinden zuurstofgebrek en de afbraak van organische moleculen en ammonium vertraagt, waardoor deze onafgebroken verder naar de monding spoelen en het probleem stroomafwaarts uitbreidt. Door gebrek aan zuurstof en/of hoge ammonium-gehalten wordt ook algengroei, een belangrijke zuurstofbron, sterk geremd. Dit is een typisch voorbeeld van een zichzelf versterkende, stabiele ecosysteem toestand (Figuur 2-2). Door het zuurstofgebrek verdwijnt ook bijna al het meercellig dierlijk leven. De Zeeschelde was in deze toestand ecologisch dood. De Westerschelde bleef deels gevrijwaard van de ergste impact door de sterke verdunning met zuurstofrijk zeewater.



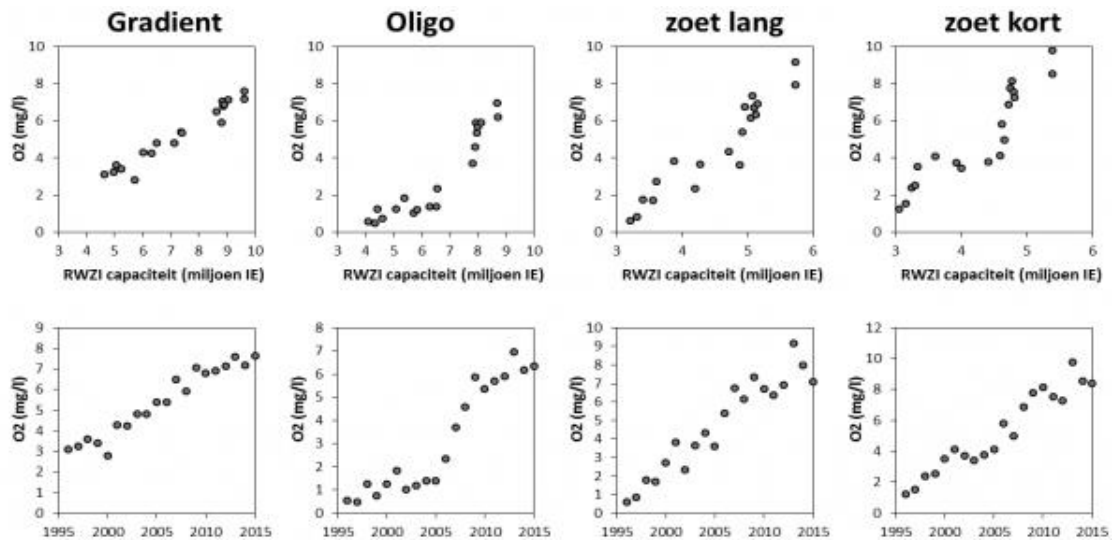
Figuur 2-2: Schematisch model van zuurstofcompetitie in een hypertroof systeem (boven, Zeeschelde zonder voldoende waterzuivering) en een eutroof systeem (onder, Zeeschelde met voldoende waterzuivering). Rechts een modelweergave met stabiliteitszones van een systeem met alternatieve stabiele toestanden gereguleerd door vuilvracht (boven: hoog, onder: laag). Een bruine bol geeft de zuurstofloze toestand weer, de blauwe bol de zuurstofrijke. Vuilvracht moduleert het virtueel stabiliteitslandschap: enkel de zuurstofloze toestand is mogelijk bij zeer grote vuilvracht (hypertrofie), bij een lagere of meer gezuiverde vuilvracht kan zowel een zuurstofloze als een zuurstofrijke toestand, vaak is een van beiden waarschijnlijker. Door een systeemshock kunnen toestanden in elkaar overgaan. Primaire productie is het positieve feedback mechanisme dat de zuurstofrijke toestand promoot.

2.1.1.2 Fase 2: de overgang – via “flikkering” naar een nieuwe zuurstofrijke toestand

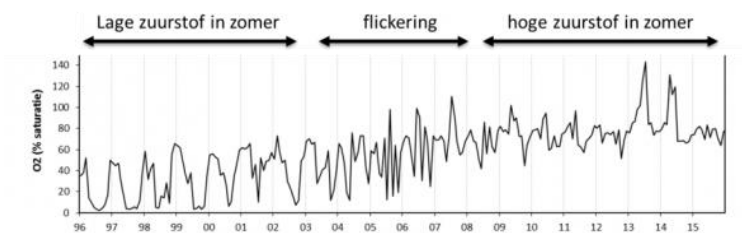
Een veranderende tijdsgeschiedenis en het besef dat actie nodig is, leidden vanaf de jaren 1970 tot de sterke uitbouw van een netwerk van rioolwaterzuiveringsinstallaties (RWZI). Deze beweging versnelde nog vanaf de jaren '90 met de oprichting van Aquafin, wanneer waterzuivering een gewestelijk bevoegdheid werd (Figuur 2-3).



Figuur 2-3: Tijdsverloop van de cumulatieve waterzuiveringsinspanning per deelzone van de Zeeschelde en de Rupel in miljoen inwoners equivalenten (IE). Figuur overgenomen uit Maris et al. (2015).

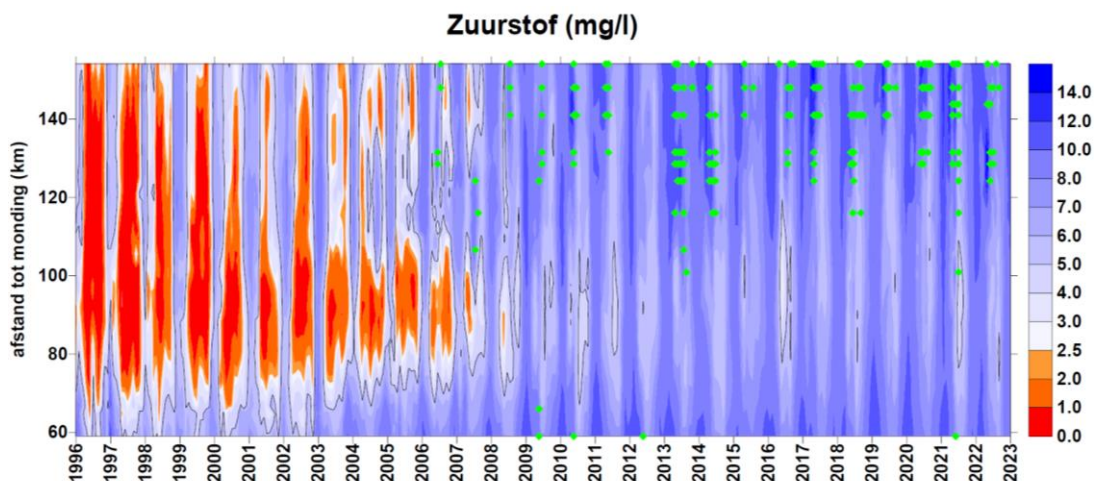


Figuur 2-4: Zomergemiddeldes evoluties per deelzone van de Zeeschelde van zuurstofconcentraties in relatie tot gezuiverd vuilvrachtvolume (in miljoen inwoners equivalenten) en tijd. De zomer is het seizoen met de hoogste biologische activiteit – vandaar de keuze voor zomergemiddeldes (figuur uit Maris et al., 2016).



Figuur 2-5: Meetreeks zuurstofverzadiging aan meetstation Dendermonde met aanduiding van de ecosysteemshift en periode van “flickering”. (figuur uit Maris et al., 2016)

De grenswaarde voor zuurstof, waarbij een aquatische onderwater gemeenschap kan ontstaan, wordt doorgaans op 2.5 mg/l geschat. 5 mg/l geldt als ondergrens voor een uitgebreidere, meer volledige gemeenschap met ook veel vissoorten en algemeen meer kritische soorten (Adriaensen et al., 2005). De evolutie van deze kritische grenzen in de Zeeschelde, in de periode 2006–2008 is duidelijk in Figuur 2-6. Mooi te zien is de “flickering” stroomopwaarts van de Rupelmonding (bovenaan de figuur), met afwisselend zuurstofrijke en zuurstofarme periodes tijdens de zomer, vanaf 2000 en vooral vanaf 2003. Tijdelijk zijn er dus gunstige omstandigheden voor een complexer voedselweb, maar de snelle opeenvolging van gunstige en ongunstige omstandigheden en een stroomafwaartse anoxische zone, die een barrière vormt voor herkolonisatie, verhinderden de opbouw ervan. Rond de Rupelmonding (km 94) blijft er een relatieve zuurstofdip aanwezig. Ook na de systeemomslag in 2007–2008 blijft dit een relatief zuurstofarme zone in de Zeeschelde (zie verder).



Figuur 2-6: Surface plot van maandelijkse of tweewekelijkse metingen van zuurstof in de Zeeschelde. Waarden onder de 2.5 mg/l zijn in roodkleuren, waarden onder de 5 mg/l zijn afgelijnd met zwarte contouren. Groene punten duiden op oversaturatie. (uit Maris et al., 2024).

2.1.1.3 Fase 3: een autotrofe, soortenrijke Zeeschelde die niet (?) meer gelimiteerd wordt door zuurstofgebrek

De Zeeschelde en haar zijrivieren (bovenlopen) zijn overgegaan van een hypertrofe naar een sterk eutrofe toestand. Estuaria van laaglandrivieren zoals de Schelde zijn van nature mesotroof tot eutroof, door de natuurlijk aanvoer van organisch materiaal vanuit de bovenstroomse delen. In haar huidige toestand is het Zeeschelde estuarium echter nog steeds sterk aangerijkt tot een zeer eutrofe toestand. Maar belangrijk is dat het zuurstofgehalte bijna nooit meer onder 2.5 mg/l zakt, terwijl dat vroeger heel vaak het geval was. In de zone rond de Rupelmonding flirt het zuurstofgehalte nog wel bijna jaarlijks met de grens van 5 mg/l en zakt occasioneel tot dicht bij of onder 2.5 mg/l.

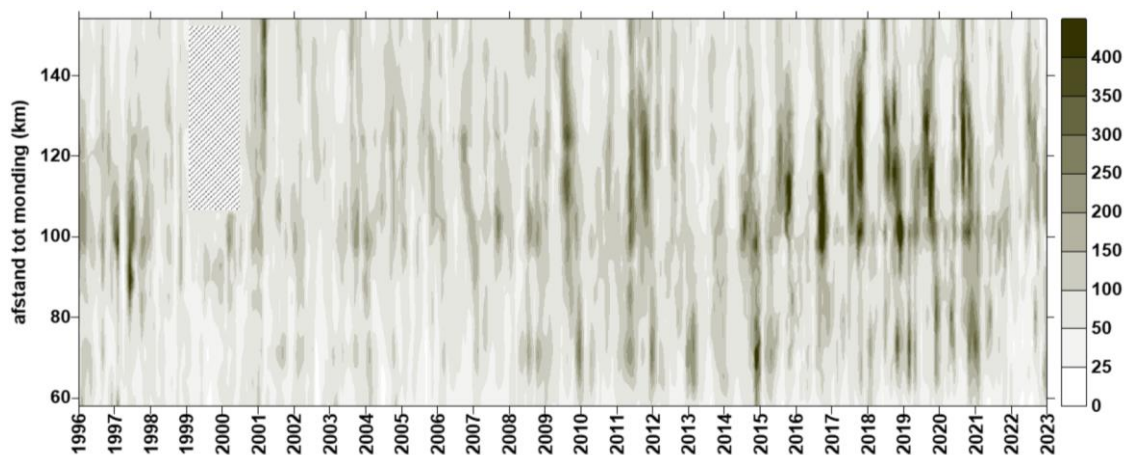
In de niet-estuariene bovenlopen worden zuurstofproblemen vermeden omdat het water helderder en minder diep is, dus steeds gunstig voor algenbloei (en daardoor een positieve feedback naar de zuurstofrijke toestand). In de Boven-Zeeschelde neemt de troebelheid toe en dringt minder licht door in het water, maar doorgaans zijn de omstandigheden in de zone kort verblijf nog voldoende voor een algenbloei, en dus zuurstofrijk water. De troebelheid neemt verder toe richting de Durme- en Rupelmonding, waar bovendien het zoutgehalte toeneemt. Het gevolg is dat er toenemende mortaliteit optreedt van zoet fytoplankton. Het dode fytoplankton wordt afgebroken door zuurstof-verbruikende micro-organismen. Het netto zuurstofverbruik wordt nog versterkt door de langere verblijftijd in de zone tussen Durmemonding en de Rupelmonding als gevolg van de samenvloeiing Zeeschelde–Rupel. Het fytoplankton dat wel nog overleeft, kan minder productief zijn door de hoge turbiditeit. De combinatie van deze processen verklaart de persistente dip in zuurstofgehalte in deze zone. Negatieve uitschieters zijn vaak het gevolg van problemen met overstorten in het Rupelbekken.

Zuurstofproblemen in de Zeeschelde blijven bestaan, en lijken recent toe te nemen. In de Durme, de Rupel, de oligohaliene zone en de zoete zone met lange verblijftijd duikt het zuurstofgehalte tijdens de zomer periodiek onder de 5 mg/l of lokaal zelfs onder de kritische drempel van 2.5 mg/l. Dit fenomeen waarbij de zuurstofhuishouding niet verder verbetert ondanks toenemende waterzuiveringsinspanningen, kan ook gelinkt worden aan verminderde fytoplanktongroei, vertroebeling en extreme debieten. Dit moet met aandacht opgevolgd

////////////////////////////////////

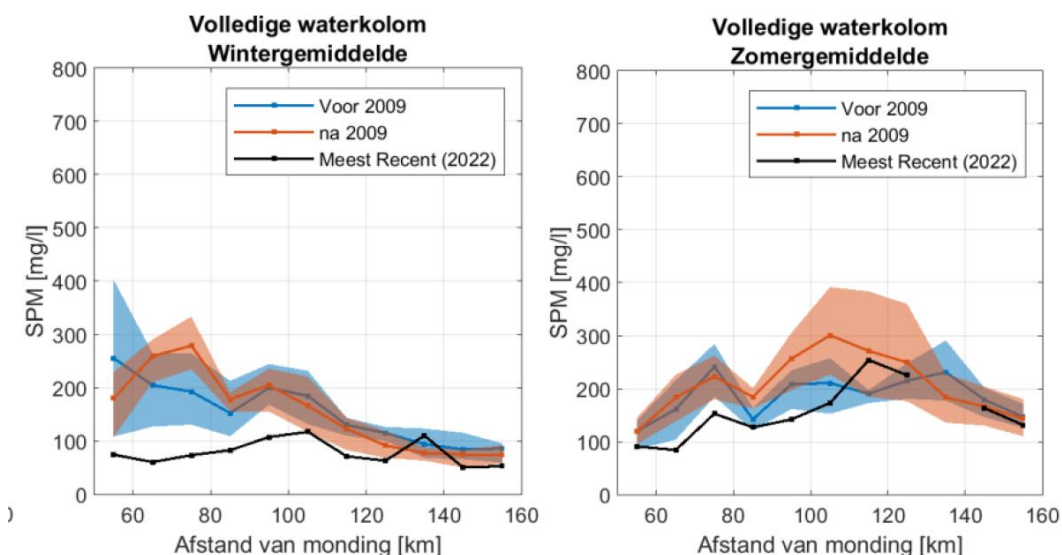
2.1.1.4 Recente evoluties: toenemende troebelheid en saliniteit?

De zwevende stof concentratie (SPM) in de Zeeschelde nam toe sinds 2009, wat zich nog versnelde sinds 2015 (Figuur 2-7). De samenstelling van de zwevende stof blijft vrij constant. Enkel tijdens de sterkste pieken van algenbloei is het aandeel koolstof in de zwevende stof hoger.



De toename van SPM gebeurt over het hele estuarium, maar omdat SPM zich in een estuarium zoals de Zeeschelde verzamelt in zogenoemde turbiditeitsmaxima (TM) die seizoensaal en longitudinaal verschuiven, is die toename doorheen het jaar op andere plaatsen zichtbaar. In de winter bevindt zich een TM tussen kilometer 60–85 van de monding (Antwerpen tot Rupelmonding), terwijl het zomers TM tussen kilometer 100–120 (van Durmemonding tot Dendermonde) ligt (Figuur 2-8). Vooral de zomerse toename van SPM in het TM tussen 100–120 km heeft een grote impact omdat dit het algenbloei seizoen is en het verminderd lichtklimaat de primaire productie onderdrukt. Opvallend is dat er vanaf 2022 een trendbreuk lijkt, met opnieuw een lager gehalte aan SPM. Omdat hier geen klimatologische verklaring voor is, wordt vermoed dat een andere factor speelt, bijvoorbeeld een veranderde stortstrategie.

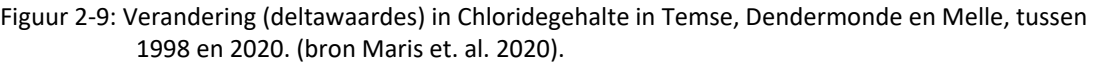
Terugkijkend op de jaren met veel hogere troebelheid kunnen lage debieten tijdens droge zomers van 2018, 2019, 2020 en 2022 deels de sterke toename van zwevende stof verklaren. Toch zijn er ook indicaties dat er structureel zaken veranderd zijn, die te maken hebben met veranderde getijkarakteristieken. Dat kunnen we afleiden uit het gedrag van chloride in het systeem (Figuur 2-9).



Figuur 2-8: Dieptegemiddelde SPM concentratie (volledige waterkolom) voor winter (links) en zomer (rechts). In blauw de periode 2002–2008, in rood 2009–2022 (2022 met zwarte lijn). (figuur overgenomen uit Maris et al., 2024)

De zoutgrens in de Zeeschelde verschuift ongeveer 30 km tussen zomer en winter, dat is een natuurlijk gevolg van verschillen in bovenafvoer tussen de seizoenen. Na 2009–2010 zien we echter dat er in de zomer uitzonderlijke pieken in zoutgehalte optreden tot in Dendermonde en zelfs Melle, waar dat voordien niet het geval was. In recente jaren zagen we dat in Temse het chloridegehalte in de zomer tot 5x hoger was dan voordien. Dat laatste heeft vooral met de zeer droge jaren en lage bovenafvoer te maken, een belangrijke waarschuwing naar de mogelijke gevolgen van klimaatverandering. Maar onderzoek toonde aan dat ook bij onveranderde bovenafvoer er nu meer chloride verder doordringt in de Zeeschelde dan vroeger (Maris et al., 2024). De meest voor de hand liggende verklaring is een verandering in de bathymetrie van zowel Boven-Zeeschelde, Beneden-Zeeschelde als Westerschelde waardoor het getij en dus ook de zoutwig (de onderwatergrens van zoet naar brak water) verder kan doordringen. Bij lage bovenafvoer wordt dit effect nog verder versterkt.

Wanneer de getij-invloed groter wordt door gewijzigde bathymetrie, dan neemt naar verwachting ook de opwaartse *tidal pumping* van sediment toe. Wanneer er veel sediment in suspensie is, bijvoorbeeld door het storten van baggerspecie, bestaat de kans dat er extra veel sediment stroomopwaarts verplaatst wordt en daar bijdraagt aan vertroebeling. Mogelijk heeft de recente daling in SPM te maken met gewijzigde stortlocaties – dit is voorwerp van lopend onderzoek. Opvallend is dat in 2022 de SPM waardes plots opvallend laag waren, maar er toch geen grotere algenbloei optrad. Hoewel het SPM daalde, is de veranderde getij-invloed blijvend, en blijft het noodzakelijk om op te volgen wat hiervan de gevolgen zijn.

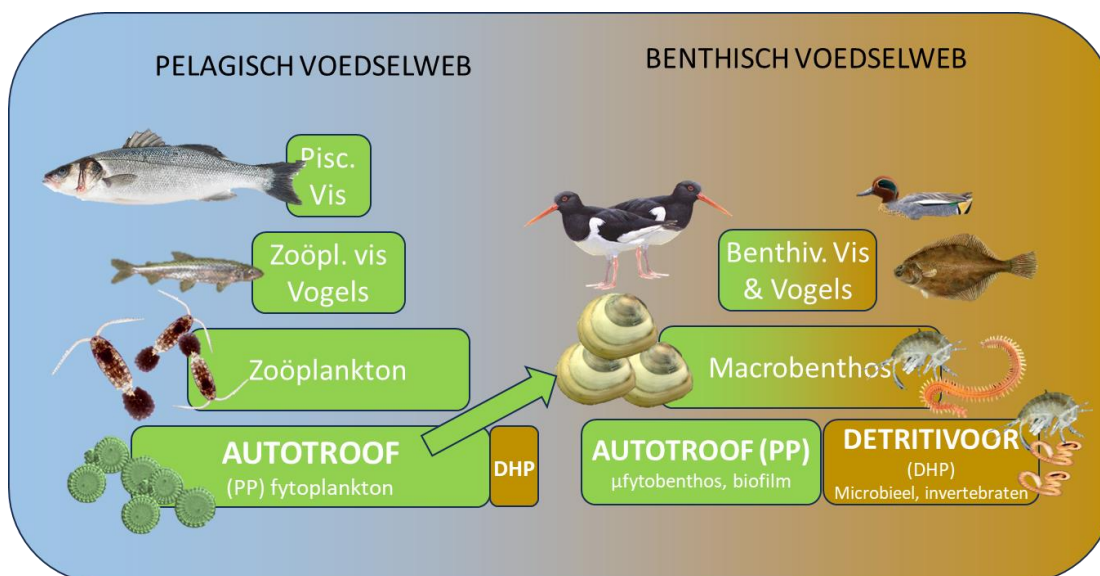


2.1.2 Detritivore en autotrofe energiebronnen in de Zeeschelde en hun relatief belang in ruimte en tijd

In de voorgaande paragrafen is duidelijk geworden dat voor het bepalen van de ecosysteemwijde draagkracht van de Zeeschelde, de hoeveelheid energie en materiële bronnen die nodig zijn om het voedselweb te onderhouden, we zowel een inschatting moeten kunnen maken van de energie en biomassaproductie in het autotrofe (PP) als het detritus-gebaseerde heterotrofe (DHP) basiscompartiment, of minstens van het deel ervan dat de draagkracht van soorten hoger in het voedselweb bepaalt (Figuur 2-10). Het zwaartepunt van de PP en de DHP binnen het Zeeschelde-ecosysteem verschilt ruimtelijk. PP gebeurt vooral pelagiaal door fytoplankton, in de waterkolom. Via zoöplankton als tussenstation bouwt hiero een complex voedselweb van vissen, garnalen, enz. De opbouw van een voedselweb vanuit de DHP gebeurt vooral in het bentisch (met de bodem geassocieerd) deel van het ecosysteem, en met name in het intertidaal, waar op slikken het detritivoor benthos als voedsel dient voor vis (bij hoog water) en vogels (bij laag water) (Figuur 2-10). Vooral in het brakkere deel van de

Zeeschelde zijn er in het benthisch voedselweb naast *deposit feeders* (doorgaans detritivoren) ook zeer veel filter-feeders (die vooral fytoplankton eten). Vooral schelpdieren, met name tweekleppigen (bivalven), hebben door hun grote totale biomassa een potentieel grote invloed op fytoplankton, en kunnen zo een crosslink naar het pelagiaal maken.

Zuurstof speelt een cruciale rol in welk van de productiesystemen van het ecosysteem, PP of DHP, de overhand heeft. Als de BOD ('*Biological Oxygen Demand*') te groot is en het systeem omslaat naar zuurstof gelimiteerd, daalt de fytoplankton productie, maar verdwijnen ook de hogere trofische niveaus (vis, hyperbenthos) door zuurstoftekort. Het PP gebaseerd voedselweb stort in elkaar. Weinig zuurstof en hoge BOD zijn overwegend positief voor de DHP: er is een hogere aanvoer van de energiebron labiel organisch materiaal (detritus dat meteen beschikbaar is voor respiratie en dus als voedsel), en de meest abundante detritivoren in de zoete Zeeschelde, de Oligochaeta, zijn zeer tolerant tegen hypoxie. Bovendien worden slikken dagelijks tweemaal blootgesteld aan luchtzuurstof. De Oligochaeta-predatoren van het aquatisch voedselweb (de vissen en hyperbenthos) verdwijnen bij zuurstoftekort, maar het terrestrisch deel, met name de watervogels, blijven. Deze laatste profiteren niet alleen van een toegenomen DHP, maar bovendien valt de competitie met aquatische predatoren weg en blijft er meer over voor de watervogels. Deze situatie geldt voor het zoete en oligohaliene deel van de Zeeschelde, waar Oligochaeta de voornaamste benthische invertebraten zijn. In het deel Saliniteitsgradiënt en Mesohalien, nabij de grens met Nederland, maken Oligochaeta maar een beperkt deel uit van het macrobenthos. Maar aangezien de zuurstofproblemen in de laatste decennia hier beperkt bleven, door menging met zuurstofrijker zeewater, bleef hier een complexer voedselweb aanwezig.



Figuur 2-10: Vereenvoudigde schematische weergave van de grote “compartimenten” in het voedselweb van de Zeeschelde. De onderste laag bepaalt de draagkracht, ofwel de hoeveelheid organismen in de bovenliggende lagen. Om de grootte van de onderste lagen te kennen, moeten we autotrofe (PP) en detritivore heterotrofe productie (DHP) en biomassa kwantificeren. De bijdrage van DHP versus PP voor het pelagisch of benthisch compartiment, is niet exact gekend, en wordt hier kwalitatief weergegeven. In de Zeeschelde veranderde de bijdrage van PP en DHP aan het voedselweb doorheen de tijd, en ze verschilt naargelang de locatie (zie eerder, zie verder).

2.1.2.1 Autotrofe productie

2.1.2.1.1 Pelagische algen: fytoplankton

Bepalen van de “standing stock”

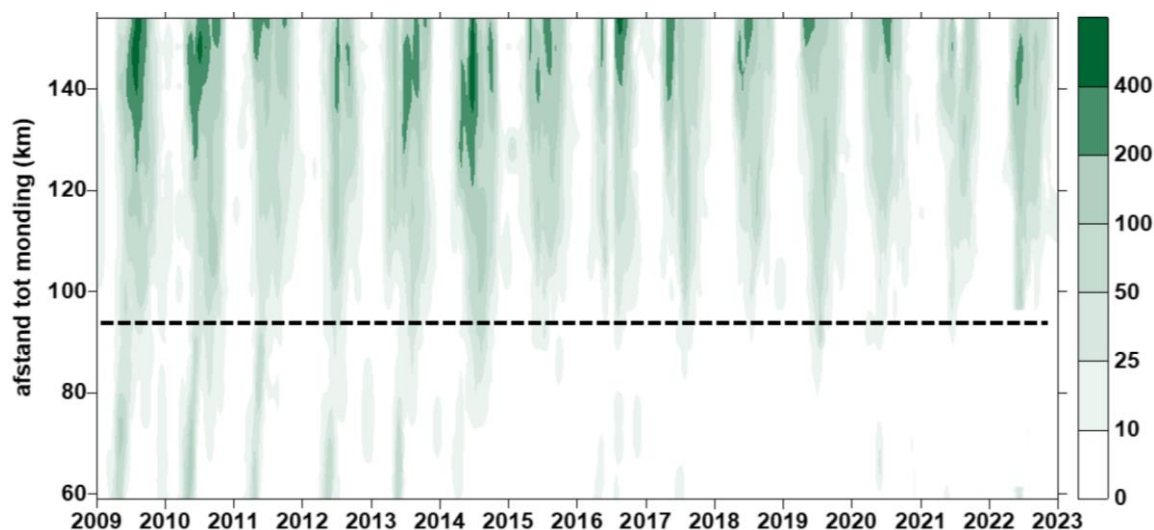
De belangrijkste autotrofe bron van energie en biomassa in de Zeeschelde is het fytoplankton. De hoeveelheid fytoplankton in het water (*standing stock*) is de resultante van aangroei of primaire productie aan de ene zijde en begrazing door zoöplankton en natuurlijke mortaliteit aan de andere zijde. Het volstaat dus niet om enkel de hoeveelheid fytoplankton te bepalen. Primaire productie, de hoeveelheid algen die er per tijdseenheid bijkomt, is minstens even belangrijk. Dit geldt bij uitbreiding voor alle organismen groepen, maar is vele malen belangrijker voor organismen met een korte generatietijd, zoals fytoplankton.

In de nog altijd zwaar geëutrofieerde Zeeschelde zijn nutriënten (N, P) geen limiterende factor, behalve soms Silicium bij diatomeeënbloei. Planktonische primaire productie (PPP) wordt dus bepaald door temperatuur, zoutgehalte en de eufotische diepte, de diepte tot waar er voldoende licht in het water dringt voor fotosynthese, in verhouding tot de mengdiepte. Bij een gelijke lichtbeschikbaarheid zullen algen meer tijd doorbrengen in de fotische zone in ondiepe systemen waardoor de primaire productie daar hoger is. Mits metingen van de nodige variabelen, kennis over de ecologie van de algen, en van de *standing stock* (momentane biomassa) van het fytoplankton, kan daardoor de PPP, het belangrijkste deel van de autotrofe basis van het voedselweb, vrij accuraat berekend en gemodelleerd worden. Omdat het grootste deel van het pelagisch voedselweb (zoöplankton, planktivore, vis, piscivore vis, ...) verder bouwt op de PPP is de kennis aanwezig om de toestand ervan methodisch op te volgen en om geïnformeerde voorspellingen te maken over allerlei scenario's van beheer en beleid op het pelagisch voedselweb (Van Engeland et al., 2018; Cox et al., 2023).

Fytoplankton densiteiten worden traditioneel bepaald op basis de pigmentkleuring van het water (meestal het pigment chlorofyl a). Omdat in de Zeeschelde vaak grote hoeveelheden afgestorven algen zitten met allerlei afbraakproducten van chlorofyl a als gevolg, wordt de chlorofyl a dichtheid bepaald aan de hand van chromatografie (HPLC) zodat we (een proxy van) de standing stock van levende algen kennen. Figuur 2-11 toont de evolutie van levend fytoplankton densiteiten in de Zeeschelde. Duidelijk is de toename van fytoplankton in het systeem sinds 2003. In de periode 2003–2007 waren er jaarlijks zeer grote algenbloeien in de zomer wat overeenstemt met de periode van zuurstof “flikkering” (Figuur 2-5). Vanaf 2010 en heel uitgesproken vanaf 2015 zien we dat chlorofyl a gehaltes afnemen. De afname bestaat uit verschillende trends: enerzijds het wegvallen van de algenbloeien in de zone rond de Rupelmonding (rond km 100) en het terugtrekken van de zone met grote algenbloei naar de zoete zone korte verblijftijd (>km 120), en anderzijds het vervroegen en verkorten van algenbloeien, die nu meer uitgesproken in de lente gebeuren, en in de zomer uitdoven. Zoals eerder vermeld bij het deel over zuurstof, wijst dit mogelijk op een verandering in de basiswerking van het ecosysteem, waarbij er hogere SPM waardes optreden die fytoplankton groei afremmen, met potentieel grote impact op zowel het autotrofe als het detritivore voedselweb. Opvallend is dat in 2022 en 2023 de SPM waardes opvallend laag waren, maar er toch geen of slechts beperkt een grotere algenbloei optrad (Figuur 2-11).

Voor de zone saliniteitsgradiënt is er nog een bijkomende, biologische factor die recent veranderde, namelijk de sterke uitbreiding van fytoplankton-filterende bivalven (Van Ryckegem et al., 2022). Ook in deze zone zijn sinds 2015 de fytoplanktondensiteiten duidelijk gedaald (Figuur 2-11). Ook in de Boven-Zeeschelde zijn bivalven trouwens lokaal talrijk aanwezig (Van Ryckegem & Soors, 2018). Voor de Boven-Zeeschelde wordt het effect van

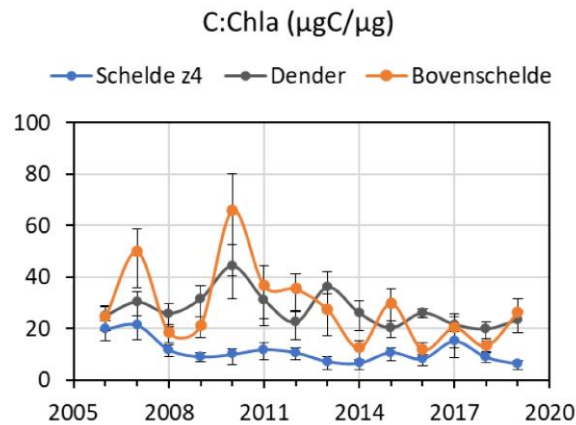
bivalven op fytoplankton ingeschat als beperkt, onder de toen heersende densiteiten. Het effect van de sterke toename van bivalven in de zone Saliniteitsgradiënt is nog niet in kaart gebracht.



Figuur 2-11: Surface plot van Chlorofyl a densiteiten (in groenkleur, log2-schaal) als proxy van fytoplankton doorheen de tijd voor de Zeeschelde. (figuur uit Maris et al., 2023)

Amadei Martinez et al. (2023) beschrijven in detail de evolutie van het fytoplankton in de Zeeschelde en onderscheiden zowel op basis van densiteiten, soortensamenstelling als enkele belangrijke parameters voor fytoplankton groei (zie verder) dat er sinds 2000, 3 fases te onderscheiden zijn: 1/ de hypertrofe fase voor 2003 met weinig fytoplankton, 2/ de periode 2003–2011 met grote algenbloeien en enkele specifieke algensoorten, en 3/ de periode 2012–2019 met een seizoenale shift in algenbloei weg van de hoogzomer, minder fytoplankton en andere dominante algensoorten waaronder in de zoetwaterzone meer *Cyanobacteria* (uitgespoeld uit de bovenlopen) en tolerantere (o.a. toleranter voor ammonium en minder lichtbeschikbaarheid) *Thalassiosirales*.

De hoeveelheid (biomassa) fytoplankton kan ook op een zeer elegante manier bepaald worden uit de hoeveelheid particulier organische koolstof (POC) via een stabiele koolstofisotoop analyse (zie kadertekst). Een vergelijking tussen de verhouding van deze methodiek en de Chloa bepaling met chromatografie (Figuur 2-12) toont een afnemende trend: bij eenzelfde hoeveelheid Chloa wordt er dus minder fytoplankton gevonden (Maris et al., 2020). Waarschijnlijk komt dit doordat fytoplankton meer chlorofyl aanmaakt onder troebele omstandigheden (Maris & Meire, 2016). Hieruit volgt dat we algendensiteiten onder troebele omstandigheden vermoedelijk overschatten, en dat effecten van vertroebeling op draagkracht waarschijnlijk groter zijn dan gedacht.



Figuur 2-12: Verhouding van fytoplankton biomassa (op basis van fractie POC) ten opzichte van chlorofyl a concentratie doorheen de tijd voor Zeeschelde zoet korte verblijftijd (Schelde z4), Dender, en Bovenschelde (de bovenloop). In de vertroebelde gebieden is er een afname van de biomassa algen per eenheid chlorofyl a. Mogelijk selecteert het verminderd lichtklimaat voor algen die meer chlorofyl a bevatten. (figuur overgenomen uit Maris et al., 2020)

Bepalen van de bruto primaire productie

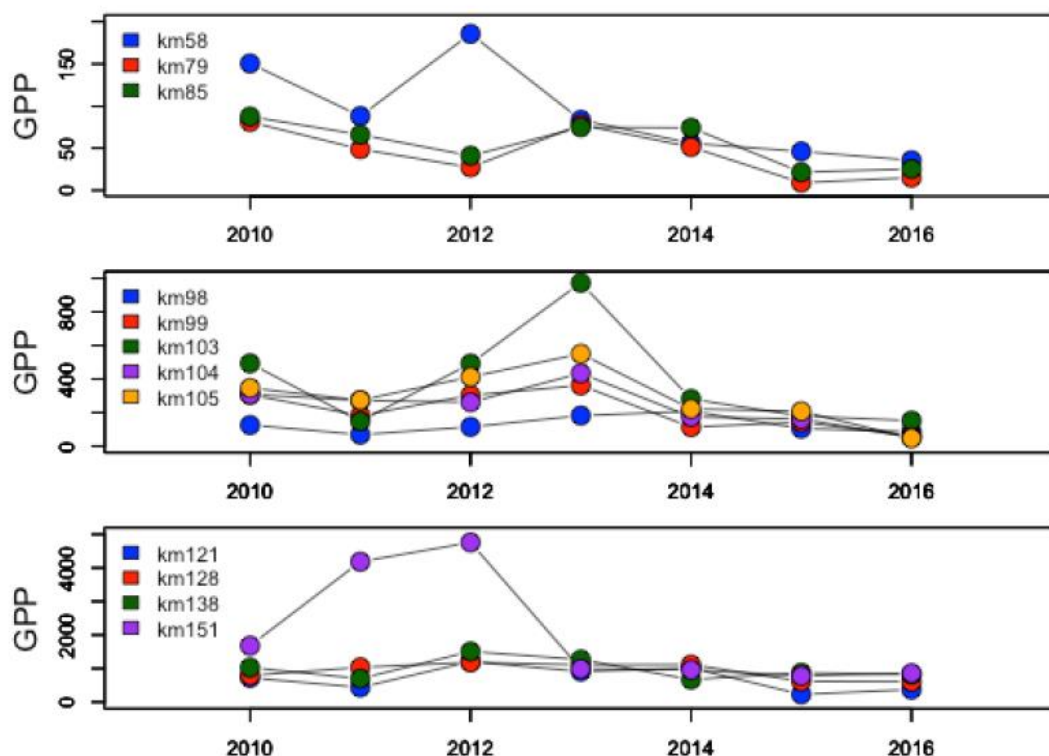
Door meting van de CO₂ opname per standaard watervolume en bij gekende lichtsterkte kunnen de primaire productie-eigenschappen van het fytoplankton in het waterstaal bepaald worden. Met die kennis kan dan een integratie gebeuren doorheen de dag en doorheen de waterkolom, om zo de dagproductie (bruto primaire productie - Gross Primary Production of GPP) te berekenen. In de Zeeschelde neemt de lokale GPP toe richting de zone zoet korte verblijf met meestal één duidelijke piek die opschuift naar het voorjaar (Maris et al., 2017, Figuur 2-13). De jaarproducties zijn interessant, want ze geven een globale maatstaf van de autotrofe draagkracht. De lokale jaarproductie in de Zeeschelde neemt af van de grens naar Antwerpen (zone met minimale autotrofe productie), loopt vervolgens op richting zone zoet kort, en heeft de hoogste jaar GPP in het meest stroomopwaartse station te Melle. Per vierkante meter werd er in periode 2010–2012 meer dan 4 kg per m² wateroppervlakte aan fytoplankton geproduceerd, tegenwoordig is dat nog steeds zeer hoog maar slechts rond de 800g per m².

Kadertekst

Innovatieve methode voor bepaling fytoplankton biomassa: stabiele isotopen

Naast de klassieke Chloa bepaling, kan de hoeveelheid (biomassa) fytoplankton ook nog op een andere, zeer elegante, manier bepaald worden. Via filtratie van waterstalen kan eerst het SPM gemeten worden, de hoeveelheid zwevende stof. Zwevende stof is een verzameling van anorganisch sediment (voornamelijk silica-verbindingen) en organische verbindingen, waaronder het particulier organisch koolstof (POC). POC bestaat uit een combinatie van allochtoon materiaal (detritus van terrestrisch plantenmateriaal, algen uit de bovenlopen, afvalwater,...) en autochtoon geproduceerd organisch materiaal (grotendeels fytoplankton). Door aanzuring en vervolgens verbranden en chromatografie van de gassen kan de hoeveelheid POC bepaald worden in het totale SPM.

Uit het POC kan berekend worden welk percentage uit lokaal opgegroeid fytoplankton bestaat. De koolstofbron voor fotosynthese in fytoplankton is het DIC, het opgelost anorganisch koolstof. Zoetwater algensoorten nemen preferentieel de lichte stabiele koolstofisotoop uit het DIC op waardoor de $\delta^{13}\text{C}$ van fytoplankton een stuk hoger is dan van DIC. Omdat de refractie van fytoplankton uit DIC gekend is kunnen we op basis van $\delta^{13}\text{C}$ DIC de $\delta^{13}\text{C}$ fytoplankton berekenen. De $\delta^{13}\text{C}$ van fytoplankton verschilt sterk van die van allochtoon materiaal. De $\delta^{13}\text{C}$ van allochtoon POC kan tijdens de winter bepaald worden wanneer er nauwelijks algen zijn. Doordat beide $\delta^{13}\text{C}$, die van fytoplankton en van allochtoon materiaal in het POC, gekend zijn, kan via een *mixing model* berekend worden welk deel van het POC (in mg/l) uit fytoplankton bestaat.



Figuur 2-13: Jaarproducties (in mg/m²) van fytoplankton in 2010–2016. Let op schaalverschil in de Y-as. (figuur uit Maris et al., 2017)

Is er goede energie-doorstroom van fytoplankton naar zoöplankton?

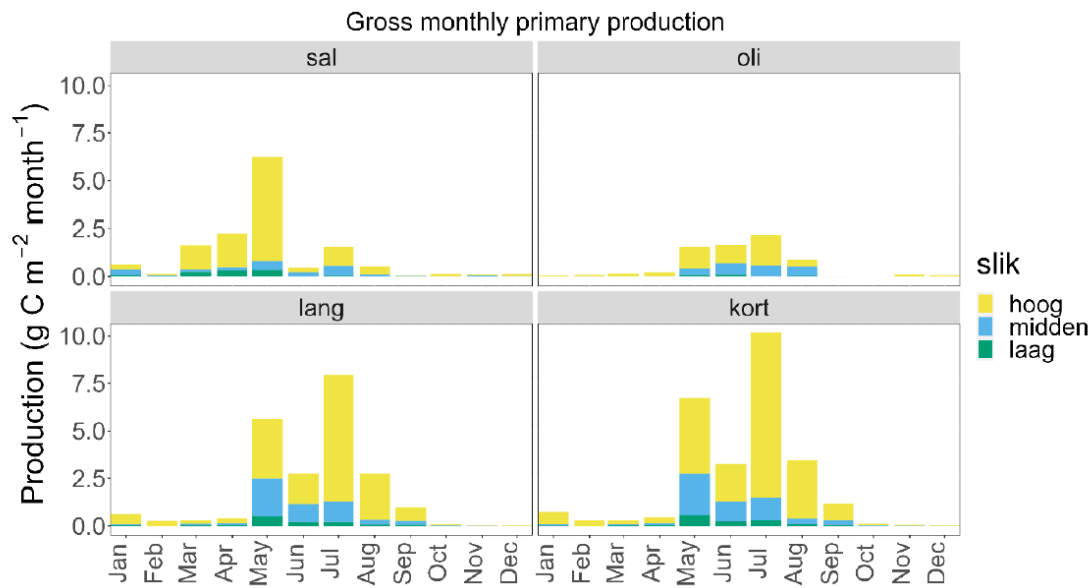
Fytoplankton is de basis van met name het pelagiaal voedselweb. In een efficiënt werkend voedselweb, is de zoöplankton productie afgestemd op de fytoplanktonproductie. Dit komt tot uiting door een hoge primaire productiewaarde per eenheid fytoplanktonbiomassa (P_B) en een relatief lage fytoplankton standing stock (B_B), ofwel een hoge $P_B:B_B$ -ratio, ook wel de efficiëntie coëfficiënt genoemd. Een hoge efficiëntie coëfficiënt impliceert dat de algen zeer productief zijn maar toch een relatief lage biomassa hebben, zoals dat door een hoge graasdruk zou kunnen worden veroorzaakt. Er is dus een goede doorstroming van massa/energie doorheen de voedselketen van algen naar zoöplankton. Het patroon van de efficiëntie coëfficiënt in de Zeeschelde is opmerkelijk: hoog aan de grens met Nederland, dan snel afnemend en zeer laag van aan de Rupelmonding (bovendeele Oligohalien) over heel de zone zoet lang, en terug relatief hoger in de zone zoet kort, vooral tegen de bovengrens in Melle. Dit wijst mogelijk op een snellere doorstroming van algenbiomassa in de voedselketen aan de grens, waar naast zoöplankton ook veel filterende bivalven zitten, en ook een relatief hogere doorstroming aan de bovengrens van de zone zoet kort bij Melle. In de zone zoet lang en deels in Oligohalien is er relatief meer biomassa opbouw van algen – de doorstroming naar hogere trofische niveaus is minder efficiënt. Dat wil niet zeggen dat deze niet-begraasde algen een “dead-end” zijn in het voedselweb – mortaliteit van algen kan een belangrijke bron zijn van labiel koolstof, en dus voor het op detritus gebaseerd voedselweb. De efficiëntie coëfficiënt is mogelijk onderhevig aan andere factoren dan begrazing. Extra onderzoek naar het gedrag van deze ratio overheen de jaren, en geconfronteerd met verschillende omstandigheden, moet helpen om ze nog beter te interpreteren.

2.1.2.1.2 Benthische algen: microfytobenthos

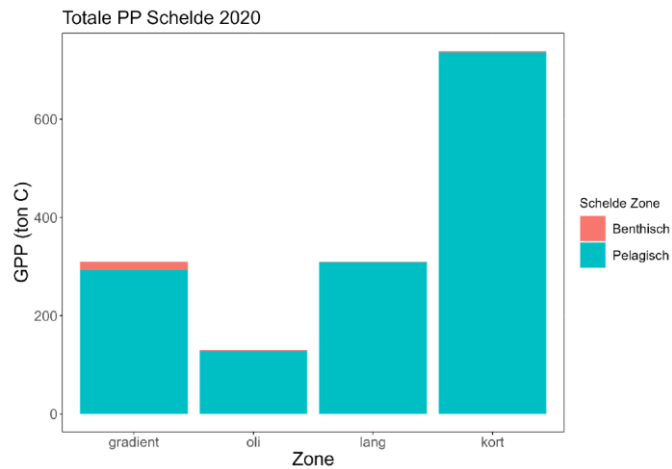
Het microfytobenthos verzorgt de primaire productie in het benthisch compartiment. Microfytobenthos zijn kleine algen die in het intertidaal op het sediment groeien. Vaak vertonen ze een verticaal migratiegedrag, waarbij ze enkel bij gunstige leefomstandigheden (bij droogval, zon en wind niet te sterk,...), naar de sedimentoppervlakte migreren. Ze zijn fotosynthetisch actief als ze blootgesteld zijn aan licht en dat is zeker in een troebel systeem zoals de Zeeschelde in hoofdzaak alleen bij droogvallen, wanneer de slikken boven het wateroppervlak uitkomen. Droogvalduur van slikken is daarom een belangrijke parameter bij het bepalen van de benthisch primaire producties (BPP).

Bas et al. (2023) berekenden met behulp van het model van Daggers et al. (2018, 2019) voor het eerst, voor het jaar 2020, de totale BPP voor de Zeeschelde. Ook voor deze algen kunnen we kijken naar het Chloa gehalte als een proxy voor biomassa. De biomassa benthische algen per oppervlakte slik verdubbelt ongeveer van de grens, over de oligohaliene naar de zoete zones. Er is een biomassapijk in het voorjaar stroomafwaarts en meer biomassa in de zomerperiode in de zoete zones. Hoog slik heeft een iets hogere biomassa fyto-benthos, maar doordat het slik langer droog ligt, heeft het veruit de hoogste benthische primaire productie (Figuur 2-14). De maximale fotosynthetische activiteit en de efficiëntie coëfficiënt is het hoogst nabij de grens in het voorjaar. Dit leidt tot een gelijke hypothese als bij de pelagische algen (fytoplankton): de begrazing is efficiënter nabij de grens waardoor de opgebouwde biomassa niet erg hoog is. De BPP per m² per dag is van dezelfde grootteorde als de PPP (Pelagische primaire productie). De benthische algen zijn dus, hoewel ze maar een korte periode van de dag actief kunnen zijn, even productief als de pelagische algen. Vooral in de zone met een sterke saliniteitsgradiënt is het aandeel van benthische primaire productie erg groot, tijdelijk

zelfs groter dan de pelagische primaire productie. Dit komt doordat in deze zone het lichtklimaat in het pelagiaal zeer ongunstig is door de combinatie van troebelheid en grote mengdiepte. Doordat het slikoppervlak in de Zeeschelde veel kleiner is dan het wateroppervlak, is de bijdrage van de benthische algen aan de totale primaire productie op jaarbasis in de Zeeschelde erg beperkt (Figuur 2-15). Met name de oppervlakte van het hoog slik, dat door zijn langere droogvalduur erg productief kan zijn, is beperkt. Recent is er lokaal wel een sterke toename van het middelhoge en hoge slik, door de aanleg van nieuwe estuariene natuur in het kader van Sigma, met potentieel een relatief grote impact op de productiviteit van het systeem. Onderzoek naar benthische primaire productie in de Zeeschelde is nog relatief recent, en er is weinig geweten over het gedrag ervan voor of veranderingen door de ecosystemeshift.



Figuur 2-14: Benthische primaire productie per vierkante meter per maand voor 2020 (slikfysiotypen met aparte kleur) (figuur uit Bas et al. 2023)..



Figuur 2-15: Totale primaire productie van de Zeeschelde (opgedeeld in benthisch en pelagisch) voor het jaar 2020 (figuur uit Bas et al., 2023).

2.1.2.2 Detritivore heterotrofe productie (DHP)

De andere belangrijke pijler van het voedselweb, naast autotrofe productie, is heterotrofe productie vanuit detritus (DHP). De gemeenschap organismen die zich voedt met detritus bestaat uit bacteriën en andere eencelligen, grotere meercellige organismen en het detritivore macrobenthos. Bij de grotere detritivoren is het vaak onduidelijk of ze zelf detritus assimileren, of dat ze zich (ook) voeden met detritivore eencelligen (Anderson et al., 2017).

DHP gebeurt zowel in de waterkolom als op slikken. In de waterkolom vinden we detritivore micro-organismen en partieel detritivore hyperbenthische soorten (zoöplankton, aasgarnalen,...), hoewel deze soorten doorgaans een voorkeur hebben voor fytoplankton (of zoöplankton). In en op de slikken vinden we een detritivore gemeenschap met naast micro-organismen ook een grote diversiteit van macrobenthos, voornamelijk wormen (Oligochaeta, Polychaeta) en Crustacea (Amphipoda). Sommige van deze soorten zijn typische detritus *deposit feeders*, anderen zijn eerder gekend als omnivoor of leven vermoedelijk van kleinere detritivoren. Op de slikken van het oligohalien en de zoete delen van Zeeschelde behoort een zeer groot deel van het macrobenthos tot de Oligochaeta en is dus detritivoor. Ze zijn afhankelijk van de sedimentatie van (labiel) detritus en eventueel van de bijbehorende bacteriële gemeenschap.

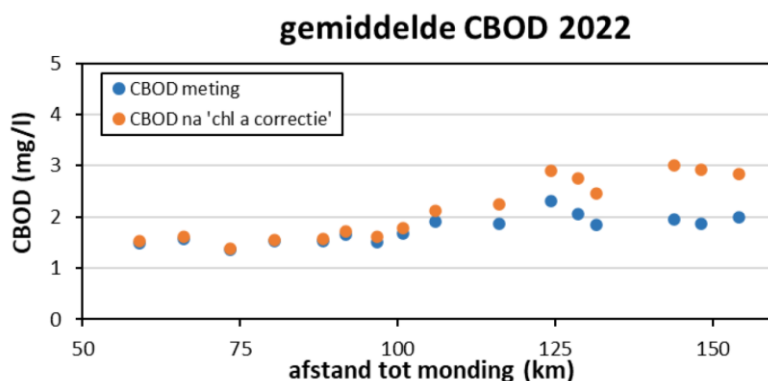
De brontoevoer die sedimentatie van (labiel) detritus aanstuurt (en dus potentieel DHP) is SPM, met name de fractie POC (organische partikels). De organische koolstofverbindingen in het POC zijn echter niet allemaal meteen bruikbaar voor snelle bacteriële groei. Er wordt onderscheid gemaakt tussen de labiele fractie en de refractaire fractie. De labiele fractie is snel afbreekbaar, circuleert snel doorheen het voedselweb en leidt potentieel meteen tot detritivore productie. Het refractair deel breekt geleidelijk af en circuleert veel trager door het systeem. De onmiddellijke bijdrage aan het voedselweb is dus relatief lager. Het is daarom in functie van detritivore productie belangrijk om vooral de aanvoer en het gedrag van de labiele koolstof fractie in het systeem te kennen.

Rechtstreekse metingen van de aanwezigheid van label POC zijn niet beschikbaar voor de Zeeschelde. Een goede indicatie voor de hoeveelheid label POC is vermoedelijk de CBOD, de zuurstofvraag vanuit het POC in de waterkolom (Figuur 2-17). CBOD metingen zijn beschikbaar vanaf 2009. Omdat bij deze methode ook levende organismen die sterven tijdens de meting (die 5 dagen duurt) gemineraliseerd worden, leidt de aanwezigheid van fyto- en zoöplankton, vooral tijdens een bloei, tot een overschatting van de CBOD. Door de correlatie te bepalen tussen Chloa en CBOD, kan de bijdrage van algen aan de CBOD bepaald worden, en kan een gecorrigeerde, veel juistere CBOD berekend worden (Maris et al., 2024). Hieruit blijkt dat tijdens algenbloeiperiodes de CBOD tot 50% overschat wordt (Figuur 2-16). Dat de BOD overschat werd, bleek ook het feit dat tijdens algenbloeien de CBOD wel sterk steeg, maar er toch geen zuurstoftekorten werden gemeten. Het is dus belangrijk om de gecorrigeerde CBOD te gebruiken om de hoeveelheid label detritus in te schatten.

Het is belangrijk om een proxy variabele te hebben voor labiel detritus aanvoer, omdat dit kan toelaten om DHP te modelleren. Het ligt meer voor de hand om een mechanistische beschrijving van het gedrag van CBOD te vinden, dan voor de temporele variatie in labiel detritus gemeten op slik. Het biedt ook weinig soelaas om een link tussen labiel detritus en Oligochaeta te onderzoeken, als we niet begrijpen waarom labiel detritus toeneemt of

afneemt in de tijd of ruimte. De gecorrigeerde CBOD biedt een mogelijk krachtige proxy variabele. Onderzoek moet zich richten op het vaststellen tussen een link tussen CBOD enerzijds en detritus, of de flux van detritus (zie verder) op slikken anderzijds. Eerder onderzoek toonde al de link aan tussen labiel detritus en de populatie aangroei van Oligochaeta (Cheng et al. 1993; Kelaher & Levinton, 2003), maar moet nog uitgevoerd worden voor de belangrijkste Oligochaeta van de Zeeschelde. Interessante vraagstukken die zich aandienen zijn of de gecorrigeerde CBOD dan wel de CBOD de beste maat zijn voor variatie in de groei van Oligochaeta. Bij een algenbloei neemt ook dood fytoplankton toe. De correctiemethode die nu gebruikt wordt over-corrigeert, maar het is niet duidelijk hoe groot de overcorrectie is. Bovendien is het de vraag of het onderscheid levend/dood fytoplankton relevant is. Zowel levend als dood fytoplankton maakt deel uit van het POC dat bij elke getij wordt afgezet op slikken. Detritivoren zoals Oligochaeta maken mogelijk weinig onderscheid bij ingestie, en alle makkelijk verteerbaar organisch materiaal – dood of levend – wordt mee verteerd.

Een combinatie van veld- en laboratoriumstudies zijn nodig om een goed beeld te krijgen van de relaties tussen fytoplanktonbiomassa, CBOD, de samenstelling van materiaal dat afgezet wordt op slikken, en de groeisnelheid van detritivoren.



Figuur 2-16: CBOD langsheen de Zeeschelde: gemeten CBOD-waarden en CBOD na correctie voor chlo a (na aftrek van de residuele bijdrage van chlo a aan de zuurstofvraag tijdens labo-metingen).

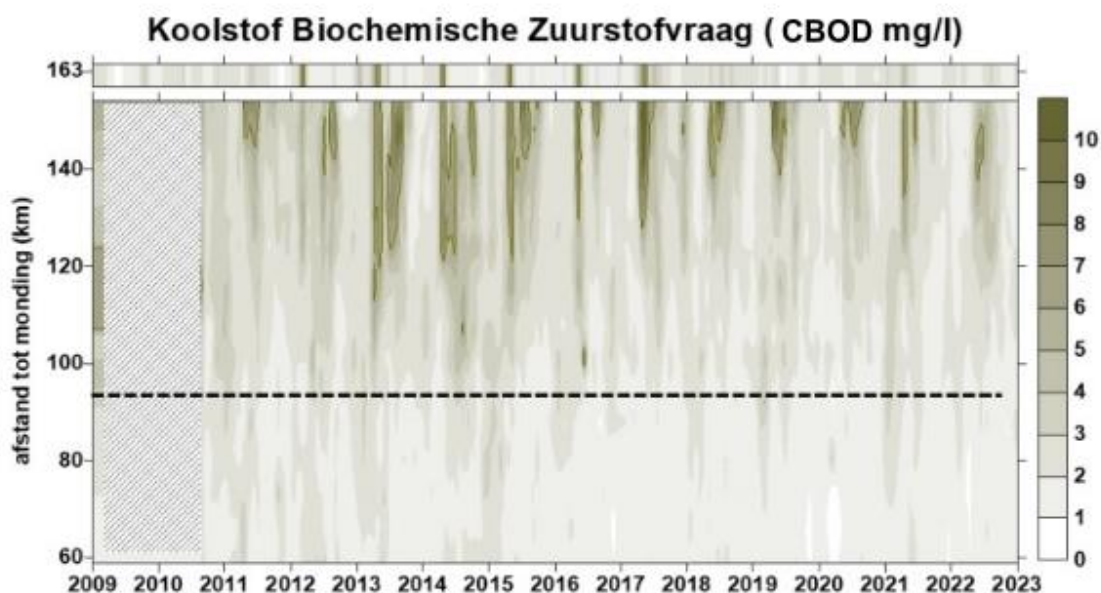
Vóór de ecosysteemshift in 2007, en in de zoete zones van de Zeeschelde wellicht vóór 2003, werd CBOD voornamelijk aangestuurd door de huishoudelijke vuilvracht (De Brabandere et al., 2007). Na de systeemomslag is detritus afkomstig van autochtone primaire productie door fytoplankton relatief belangrijker geworden, hoewel moet worden opgelet met data en figuren die geen correctie maken voor het levend fytoplankton (Figuur 2-17). De geschiedenis van het verloop van CBOD verschilt tussen de zoete zones en de oligohaliene en de zone saliniteitsgradiënt.

De BOD toont een sterk dalende trend in de **zoete zones** sinds de jaren '90. De daling is initieel grotendeels te wijten aan een daling van de NOD, die vooral in 2002–2003 met een sprong verminderde. De CBOD bleef de hele tijd echter vrij constant. Pas vanaf 2007 daalde ook de CBOD en is sindsdien nog ongeveer de helft van de voorgaande periode (Figuur 2-17). Tegenwoordig zien we dat CBOD geen grote veranderingen meer ondergaat, al is er een lichte daling sinds 2015, mogelijk door verminderde algenbloei door vertroebeling (Figuur 2-11).

////////////////////////////////////

Aangezien de POC aanvoer in de zoete zones niet plots veranderde in 2007, en de invloed van de zuivering van de Rupel niet tot zover kan reiken, is de daling in CBOD rond die tijd opmerkelijk. Mogelijk is er een biologische verklaring. Doordat de anoxische zone rond de Rupelmonding verdween, kunnen pelagische fytoplanktongrazers, zoals aasgarnalen (Mysidae), sindsdien doordringen tot de zoete zone, en kunnen het fytoplankton helpen onderdrukken, en de bloeipieken die aanleiding geven tot hogere CBOD afremmen.

In de **oligohaliene zone** is de CBOD een combinatie van de aanvoer van CBOD uit de zoete zones en vanuit de Rupel. Naast import van CBOD speelt ook waterkwaliteit met name het zuurstofgehalte een rol. Doordat de zoete zones al vanaf 2003 zuurstofrijker waren, werd ook de oligohaliene zone zuurstofrijker, waardoor labiel POC relatief sneller verwerkt kon worden (toegenomen respiratie), en CBOD daalde. Doordat in de zoete zones al een deel van de CBOD verwerkt wordt, is de CBOD in het oligohalien en zeker in saliniteitsgradiënt van zichzelf al lager. Dit is een gevolg van de zuiverende werking van het systeem Zeeschelde. De langjarige trend toont voor de oligohaliene zone en de zone sterke saliniteitsgradiënt een afname in CBOD van ca. 50%. Die afname gebeurde vooral tussen 2005–2009. Sinds 2016 is er opnieuw een lichte daling, mogelijk door verminderde primaire productie als gevolg van vertroebeling.



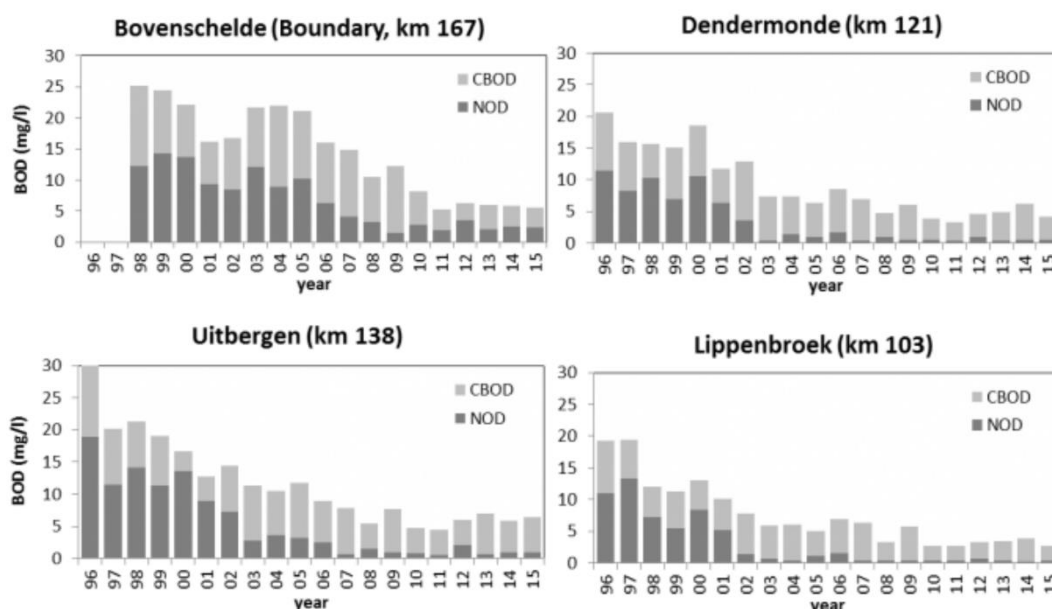
Figuur 2-17: Surface plot van de CBOD op basis van maandelijks metingen. De streeplijn geeft de locatie van de Rupelmonding aan. (bron Maris et al., 2024).

Samenvattend is er in de laatste 15 jaar (lokaal soms in de laatste 25 jaar) een afname vastgesteld van de CBOD met ongeveer 50% in alle zones van de Zeeschelde. Dit is vooral een gevolg van een toegenomen respiratie, en slechts deels door verminderde gehalten van POC. Vooral op slikken is een uitgebreid voedselweb afhankelijk van labiel POC, waarvan de CBOD waarschijnlijk een goede maatstaf is. Bij meer zuurstof, en een snellere verwerking van labiel POC in de waterkolom, wordt een minder rijke laag detritus afgezet op slikgebieden. Indien CBOD een correcte draagkrachtparameter is voor heterotrofe productie, zou de potentie voor benthische heterotrofe productie ongeveer met de helft gedaald zijn. Omdat tegenwoordig

mortaliteit van systeemeigen fytoplankton een belangrijke leverancier is van labiel POC (en van CBOD, vergelijk Figuur 2-17 met Figuur 2-11), en fytoplanktonbloei de laatste jaren het sterkst is in de zone zoet kort, heeft deze zone waarschijnlijk in potentie de grootste Oligochaeta productie.

Bovenstaande patronen en trends zijn gebaseerd op jaargemiddelden. Minstens tijdens algenbloeien waren en zijn er wellicht periodes met een (veel) hogere hoeveelheid beschikbaar labiel detritus. In de zoete delen van de Zeeschelde zien we in het voorjaar en de zomer inderdaad een sterke, tijdelijke, toename van de CBOD. Omdat de meeste populatie-aangroei van macrobenthos en andere detritivoren in de lente en de zomer plaats vindt, zijn deze tijdelijke toenames in labiel organisch materiaal mogelijk erg belangrijk om de jaarlijkse opbouw van de wormenpopulatie te faciliteren. Dergelijk temporeel patroon in de groei van populaties deposit feeders als gevolg van een verschillende kwaliteit van de detritus flux werd aangetoond door Cheng et al. (2003).

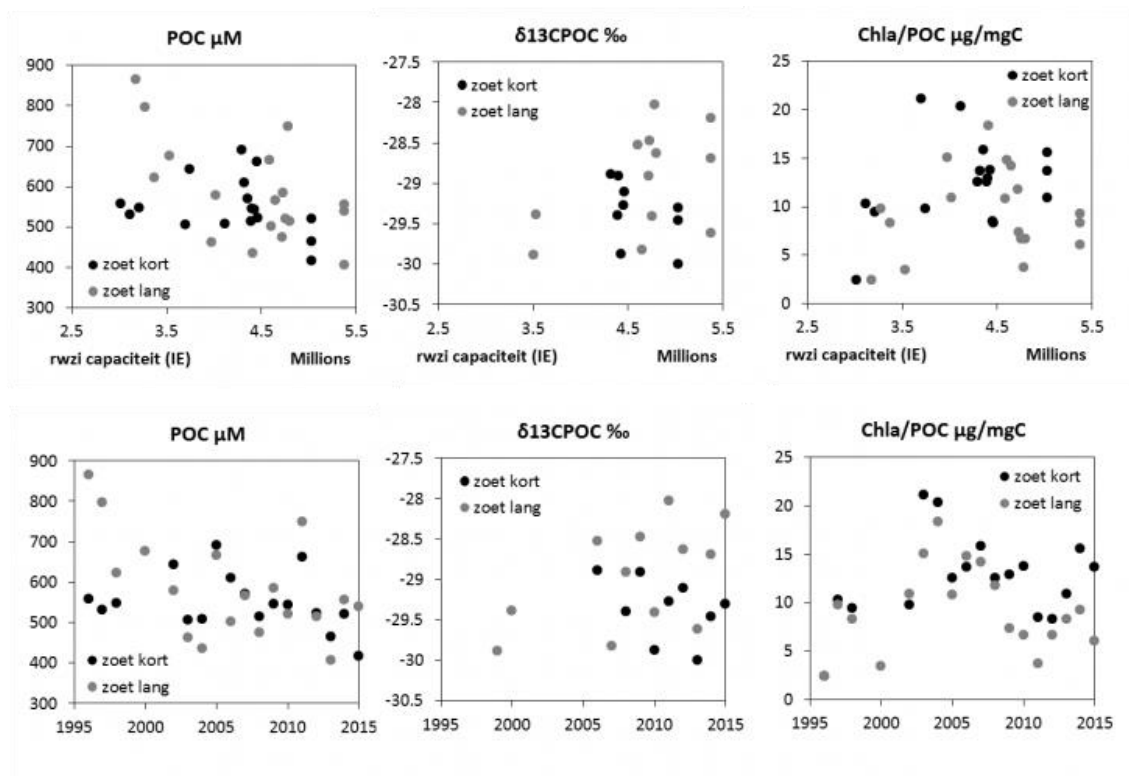
De evoluties in CBOD zijn dan wel goed gekend, het doel moet zijn om deze trends te kunnen verklaren en reproduceren, en om de impact ervan op de aangroei van detritivoren benthos te kennen, zodat ook voorspellingen van CBOD en benthos productie naar de toekomst mogelijk zijn. Wanneer we focussen op het voorspellen van CBOD en labiel organisch materiaal, dan is daarvoor onder andere meer kennis nodig over a/de contributie van allochtoon materiaal (afkomstig van het stroomgebied, terrestrisch, run off, afvalwater,...) versus autochtoon materiaal (in hoofdzaak fytoplankton productie binnen de Zeeschelde) aan het (labiel) POC en parameters die gedrag van elk van beiden kunnen voorspellen/reproduceren, b/ over het gedrag van het POC in het systeem (bv. het ruimtelijk patroon van sedimentatie, de verblijftijd, ...), met andere woorden de vertaalslag van pelagisch gemeten CBOD naar gradiënten van labiel koolstof als bron van detritivore productie op de bodem en op het intertidaal slik. We bekijken daarom hieronder in meer detail de bronnen die bijdragen aan CBOD en het ruimtelijk patroon in de Zeeschelde.



Figuur 2-18: BOD (als NOD + CBOD) voor de Bovenschelde en drie vaste stations in de Zeeschelde. (bron Maris et al., 2016).

Zoals eerder vermeld bij het fytoplankton is er een elegante manier om de verhouding allochtoon/autochtoon detritus in het POC te bepalen via stabiele isotopen. De $\delta^{13}\text{C}$ -POC verschilt tussen autochtoon fytoplankton (waarden tussen -36 tot -33‰) en allochtoon POC (gemiddeld -27.4‰, Hellings 2000) dus door de $\delta^{13}\text{C}$ -POC te meten kan je de bijdrage van allochtoon detritus aan de POC bepalen. Belangrijke bemerking is dat dit de volledige pool van detritus is, dus labiel en refractair opgeteld.

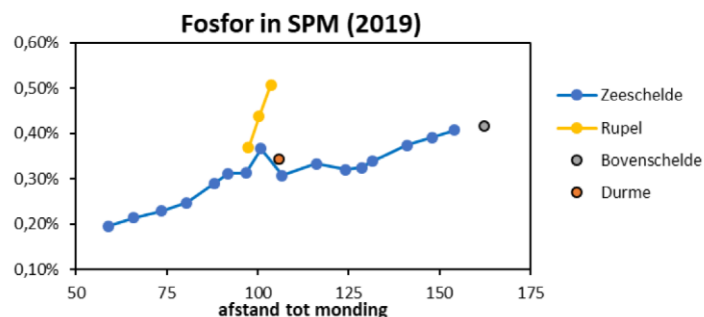
We zien dus dat de $\delta^{13}\text{C}$ -POC nauwelijks veranderde sinds 1995, terwijl fytoplankton toenam en de CBOD in deze zoete zones met bijna 50% afnam in dezelfde periode. Er is dus een belangrijk deel labiel POC verloren gegaan, vermoedelijk van allochtone oorsprong, door toegenomen respiratie en mineralisatie, en dat wordt maar deels ondervangen door het extra autochtoon fytoplankton. Of tegenwoordig vooral allochtoon of autochtoon POC bijdraagt aan CBOD is echter onbeantwoord. Allochtoon detritus domineert dan wel het POC, het is nog de vraag of het sterk bijdraagt aan het labiel detritus, en dus potentieel aan de groei van benthos. POC in de bovenlopen van de Zeeschelde is vermoedelijk veelal afkomstig van terrestrische landplanten (De Brabandere et al., 2007) en zal naar verwachting relatief weinig labiel zijn, wat geïllustreerd wordt door de relatief grote halfwaardetijd van decompositie (bv. grassen en zegges 150–200 dagen, bladeren van loofbomen 450 dagen, Enriquez & Duarte, 1993) in vergelijking met microalgen en waterplanten (ca. 20–50 dagen) of afval van menselijke origine (vaak maar enkele dagen). Deze snelheden zijn waardes op het land en zullen aanzienlijk sneller zijn in het water (Enriquez & Duarte, 1993), maar geven wel de relatieve verhoudingen weer. Hoewel allochtoon detritus dominant is in het POC, is lokaal fytoplankton mogelijk een belangrijkere bron van de labiel fractie van het detritus.



Figuur 2-19: Jaarlijkse gemiddelde POC, $\delta^{13}\text{C}$ -POC en Chla/POC ratio en de relatie tussen dezelfde parameters en RWZI capaciteit in de zoete zone met korte en lange verblijftijden.

In de **oligohaliene zone** en de **zone met saliniteitsgradiënt** zien we een vergelijkbaar patroon (Figuur 2-20). De $\delta^{13}\text{C}$ -POC is erg aangerijkt wat wijst op een voornamelijk allochtone origine van POC. Na de systeemomslag daalde de allochtone fractie niet, eerder omgekeerd, maar interpretatie van de metingen is complex (Maris et al. 2020). We zien in de Rupel een halvering van de concentratie POC, wat ook meetbaar is verderop in het oligohalien maar niet meer in saliniteitsgradiënt. De verhouding Chla/POC is in deze zones een stuk lager dan in de zoete zones, door een lagere lokale fytoplankton biomassa. Sinds 2015 zien we in deze zones een daling in Chla concentraties en CBOD. Vertroebeling, en in het stroomafwaartse deel van saliniteitsgradiënt de laatste jaren mogelijk filtratie door een toegenomen bivalven populatie (Van Ryckegem et al., 2023), kunnen het fytoplankton onderdrukken.

Samengevat blijkt dat het POC in de Zeeschelde vooral van allochtone oorsprong is. Dat is niet veranderd na de systeemomslag. Dit wil niet zeggen dat allochtoon detritus de belangrijkste bron is voor detritivore productie (zoals de groei van detritivoor macrobenthos). Vermoedelijk heeft allochtoon detritus een lagere fractie labiel detritus, terwijl detritus van lokaal fytoplankton wel een groot aandeel labiel detritus heeft. Deze hypothese vraagt echter nog om bevestiging (bijvoorbeeld door *compound-specific* stabiele isotopen analyse op de $\delta^{13}\text{C}$ van fytoplankton en bacteriën, Lammers et al., 2017).



Figuur 2-21: Longitudinale trend van P in het SPM in de Zeeschelde (metingen OMES 2019). (figuur overgenomen uit Maris et al., 2016)

2.1.3 Samenvatting

Gezonde ecosystemen hebben een gezond voedselweb. In een estuarium steunt het voedselweb op een combinatie van autotrofe primaire productie (fytoplankton, fyto­benthos), en op detritus-gebaseerde, heterotrofe productie (bacteriën, macrobenthos,...).

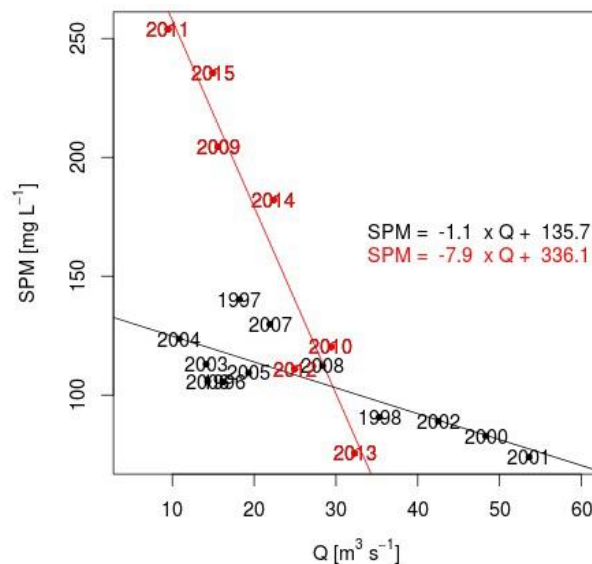
Primaire productie gebeurt voornamelijk in het pelagiaal, maar per oppervlakte-eenheid is de productie door microfyto­benthos op slikken van dezelfde grootte-orde. Alleen is de oppervlakte slik veel kleiner dan de oppervlakte pelagiaal. De pelagiale primaire productie werd tot het begin van deze eeuw vooral gelimiteerd door waterkwaliteit (onder andere hoge ammonium gehalten) maar tegenwoordig vooral door watertroebelheid. De productie in het op detritus gebaseerd deel van het voedselweb, wordt waarschijnlijk voor een groot deel bepaald door de aanvoer van labiel koolstof in het POC. Waarschijnlijk is de CBOD, het deel biologische zuurstofvraag door organische partikels, een goede maat van de hoeveelheid labiel detritus in het water. De CBOD halveerde in de Zeeschelde na de systeemomslag. Vroeger werd ze vooral door de invoer van afvalwater bepaald. Tegenwoordig is waarschijnlijk vooral het lokaal geproduceerd fytoplankton een belangrijke bron van labiel detritus, al is daarover meer onderzoek nodig.

Het respectievelijk belang van detritivorie en autotrofe productie in de Zeeschelde is recent sterk veranderd. Gedurende decennia werd de biologische productie gedomineerd door detritivore heterotrofie (De Brabandere et al., 2007). Een overmaat aan labiel detritus en nutriënten (afkomstig van afvalwater) leidden tot zuurstofgebrek in het water. Het biologisch leven bleef daardoor beperkt tot micro-organismen en klein zoöplankton. Dit labiel detritus werd deels (of tijdelijk: flux; Herman, 2022) afgezet op slikken door sedimentatieprocessen, waar het aanleiding gaf tot een enorme groei van detritivoren, waaronder Oligochaeta, die een hoge tolerantie hebben voor hypoxie.

Deze toestand veranderde voor het centrale deel van de Zeeschelde rond 2007. Het zuurstofgehalte schoot met een sprong omhoog, versterkt door een grote toename van fytoplankton, waardoor op korte tijd een complex onderwater voedselweb kon worden opgebouwd met hyperbenthos, vissen etc. In het stroomopwaartse deel van de Zeeschelde gebeurde de zuurstoftoename eerder vanaf 2003, maar doordat de zuurstofarme zone rond de Rupelmonding herkolonisatie verhinderde, was het ook hier wachten tot 2007 vooraleer grote aantallen vis, aasgarnalen en garnalen terugkeerden.

////////////////////////////////////

De overgang verliep enigszins verschillend in het gebied dat ruwweg de zone zoet kort en het bovendee van de zone zoet lang omvat. Al vanaf 2003 werd hier een overgangsfase ingezet waarbij zuurstofrijke periodes met algenbloei en zuurstofloze periodes zonder algenbloei elkaar snel opvolgden. Deze chaotische fase was te onstabiel om een complex voedselweb op te bouwen, maar een aantal veranderingen, zoals de afname in labiel POC, liepen voorop aan deze rond de Rupelmonding. In de zone saliniteitsgradiënt was de verandering in 2007 ook merkbaar, maar had een veel minder groot effect doordat hier al langer een zuurstofrijkere toestand was.



Figuur 2-22: De relatie tussen debiet (Q) en het gehalte SPM voor de periode vóór 2009 (zwart) en vanaf 2009 (rood). (Maris et al. 2024).

2.2 HET BENTHISCH VOEDSELWEB IN DE ZEESCHELDE

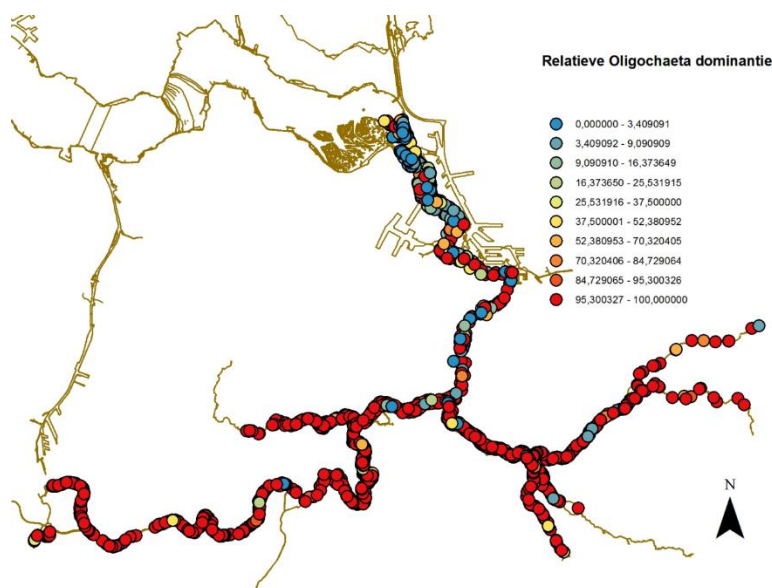
Nog meer dan in andere ecosystemen zijn alle compartimenten van een estuarien ecosysteem sterk met elkaar verbonden, onder meer door de complexe bewegingen van water, gesuspendeerd materiaal en organismen. Dit alles wordt aangestuurd door een wisselwerking van bovendebiet, weersomstandigheden en getij. Toch kan er binnen een estuarium onderscheid gemaakt worden tussen verschillende compartimenten die een deels onafhankelijke, en deels verschillende ecologische werking en voedselweb hebben. Vaak vergemakkelijkt deze gecompartmenteerde benadering ook het conceptueel begrip van de werking van de opbouw van het voedselweb.

Een eerste benadering deelt het estuarium op van de bovengrens tot aan de monding. Hummel et al. (1988) en Hamerlynck et al. (1993) deelden het voedselweb op in ruimtelijk gescheiden voedselketens, waarbij een voornamelijk autotroof voedselweb in het zoute tot mariene deel contrasteerde met een grotendeels heterotrofe voedselketen in de brakke zone. Ook de Zeeschelde stroomopwaarts van Antwerpen werd onderscheiden, maar werd toen als “woestijn” bestempeld, omdat hier toen geen permanent voedselweb aanwezig was vanwege de periodieke anoxie of hypoxie. Deze opdeling is ondertussen grondig achterhaald en overhoop gehaald (Herman, 2022). Er is nu een uitgebreid voedselweb aanwezig overheen het volledige Schelde-estuarium en het autotrofe voedselweb heeft sterk aan belang gewonnen. Voor de Zeeschelde kan op basis van de sterk verschillende soortensamenstelling en een verschil in functionele sleutelsoorten (Van Braeckel, 2019) best een onderscheid gemaakt worden tussen enerzijds het zoete en oligohaliene deel en anderzijds het deel saliniteitsgradiënt (inclusief de brakke zone).

Een alternatieve gecompartmenteerde visie op het voedselweb van de Zeeschelde maakt onderscheid tussen de waterkolom (pelagisch compartiment) en de bodem (het benthisch compartiment). We werken dit hieronder verder uit voor het deel van de Zeeschelde stroomopwaarts van Antwerpen, ofwel de zoete en oligohaliene zones van de Zeeschelde.

De bovenstaande beschrijving van het benthisch voedselweb gaat op voor de natuurlijke zachte slib- en zandbodems. Tegenwoordig is er ook een groot areaal benthisch breuksteen habitat in de Zeeschelde (“antropogeen hard substraat”, zie verder). We weten voor de zoete zone dat hier grote densiteiten van bijvoorbeeld Gammaridae en lokaal ook van driehoeksmossels en Quaggamossels (*Dreissena*) te vinden zijn, die we niet of nauwelijks vinden in de zachte slikken. Er zijn voorlopig geen kwantitatieve schattingen van de relatieve biomassa-bijdrages van macrobenthos-soorten op harde substraten, maar *Dreissena* hebben mogelijk een grote biomassabijdrage. Aangezien *Dreissena* leven van fytoplankton, heeft het voedselweb op harde substraten mogelijk een grote autotrofe basis, in tegenstelling tot het benthisch voedselweb van zachte substraten dat detritus-gebaseerd is. De trofische rol van *Dreissena* in de Zeeschelde als prooi voor andere dieren is niet goed gekend. Van de Gammaridae op breuksteen weten we wel dat ze aanleiding geven tot een groot aantal trofische ketens die verschillen van deze op zachte substraten (Van de Meutter et al., 2021b). Gammaridae zijn opportunistische omnivoren, en het is voorlopig niet geweten of ze vooral van detritus leven, of toch een link hebben met autotrofe bronnen.

Voor de Beneden Zeeschelde was in 2019 15% van het intertidaal potentieel slikgebied met antropogeen hard substraat bedekt (80% was zacht substraat) terwijl voor de Boven Zeeschelde bijna een derde van de potentiële slikoppervlakte (29%) met antropogeen hard substraat was bedekt (70% zacht substraat) (Van Ryckegem et al., 2022, 2023). Voor het subtidaal ontbreken gegevens om de bedekking met hard substraat in te schatten. Het mag alleszins duidelijk zijn dat het hard substraat niet meer te negeren valt als habitatype in de Zeeschelde, met ook consequenties voor de fauna, en voor het voedselweb. Door deze grote verschillen bespreken we het bentisch voedselweb van antropogeen hard substraat en zacht substraat apart. Naast antropogeen hard substraat en zacht substraat vinden we ook nog natuurlijk hard substraat en veenbodems in de Zeeschelde. Doorgaans bevatten die weinig tot geen macrobenthos, en dus wordt dit niet apart besproken. De bespreking hieronder van het bentisch habitat focust op het intertidaal, omdat hierover veruit de meeste kennis bestaat. In volgorde bespreken we de kennis van het voedselweb op zachte slikken, op intertidaal hard substraat en in het pelagiaal.



Figuur 2-23: Het relatief biomassa-aandeel Oligochaeta in macrobenthosstalen van de jaarlijkse MONEOS SPATIAL campagne in de Zeeschelde sinds 2016. Per staal wordt van alle taxa de asvrij drooggewicht bepaald. Het aandeel van Oligochaeta in de totale asvrije biomassa macrobenthos van het staal wordt weergegeven aan de hand van een kleurgradiënt (rood=zeer groot aandeel, blauw=zeer klein aandeel).

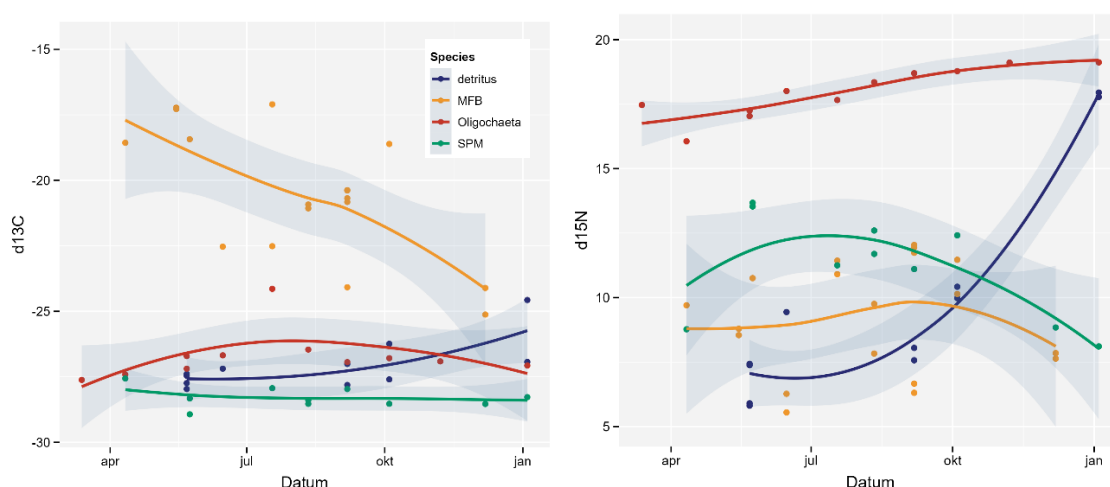
De zeer eenvoudige macrobenthosgemeenschap aan de basis van het voedselweb maakt het gemakkelijker om de trofische relaties in dit systeem te begrijpen. *Limnodrilus hoffmeisteri* is een detritivoor, en leeft dus van detritus, de organische partikels en de ermee geassocieerde bacteriënfilm (het organisch complex) (Matisoff et al. 1999). De populatie-groeisnelheid (vergelijkbaar met primaire productie bij fytoplankton) en mogelijk ook de dichtheid van Oligochaeta in het slik zal dus waarschijnlijk bepaald worden door de hoeveelheid organische partikels. De dichtheid van Oligochaeta zal waarschijnlijk ook bepaald worden door de predatiedruk door vogels en vissen en kan deels ontkoppeld zijn van beschikbaarheid van labiel detritus (Van de Meutter et al. 2019).

Het goed begrijpen van de factoren die bepalen hoeveel Oligochaeta er (potentieel) aanwezig zijn, is cruciaal om de dynamiek en draagkracht van het voedselweb in dit deel van de Zeeschelde te kennen. Daarbij stellen zich drie belangrijke uitdagingen.

1/ Detritus onder de vorm van Particulare organische stof (POC) komt voor onder vele vormen. Een belangrijke differentiërende eigenschap binnen het POC is de snelheid waarmee ze mineraliseert. Deze snelheid wordt bepaald door hoe bereikbaar het materiaal is voor detritivore micro-organismen, en door de stoichiometrie ervan (bijvoorbeeld de hoeveelheid P of N in de organische verbindingen, Wickland et al. 2012). Het continuüm aan degradatiesnelheden van het POC wordt doorgaans arbitrair opgedeeld in een refractair deel, dat bestaat uit passief en traag mineraliserend POC, en een labiel deel, dat bestaat uit snel mineraliserend POC. Het labiel POC is de voornaamste bron van heterotrofe productie, als voedsel voor bacteriën en andere micro-organismen, en voor het detritivoor macrobenthos zoals Oligochaeta. Het refractaire deel mineraliseert veel trager en wordt pas over een veel langere termijn weer opgenomen in de koolstofcyclus. Refractair POC accumuleert voor korte of lange tijd in het milieu en vormt de belangrijkste fractie van de C-stofopslag in slikken en schorren.

2/ Hoewel een positief verband tussen het gehalte organische stof in het sediment (gemeten als “loss on ignition”) en (biomassa, aantallen) Oligochaeta voor de hand ligt, is dit verband vaak opvallend zwak (Herman et al., 1999; Van Braeckel et al., 2021; Vanoverbeke et al., 2021). Dit komt enerzijds doordat organisch materiaal opgeslagen in het sediment voor een belangrijk deel refractair is: de traagst

Dit type geavanceerde studies is voor de zoete en oligohaliene slikken in de Zeeschelde nog niet uitgevoerd. Wel gebeurde er een studie met stabiele isotopen in het oligohalien deel van de Zeeschelde, die sterk suggereerde dat voor Oligochaeta het microfytobenthos geen belangrijke voedselbron is (Van de Meutter et al., 2019, 2021a). Het is duidelijk dat het signaal van $\delta^{13}\text{C}$ in Oligochaeta niet hetzelfde seizoenaal patroon vertoont als het microfytobenthos. Bovendien is het een stuk armer aan $\delta^{13}\text{C}$, terwijl de $\delta^{13}\text{C}$ wel goed overeen stemt met het $\delta^{13}\text{C}$ signaal van SPM, mits het in rekening brengen van de gemiddelde fractionatie van +0.4‰ (Post, 2002) (Figuur 2-25). Het $\delta^{15}\text{N}$ patroon is aanzienlijk aangerijkt ten opzichte van de hier getoonde potentiële voedselbronnen. Mogelijk suggereert dit dat er nog tussenliggende trofische niveaus (micro-organismen) zijn, zodat bacteriofagie door de Oligochaeta, wat in de Westerschelde verwaarloosbaar was, niet kan uitgesloten worden. Dit verdient verder onderzoek. Het typisch seizoenaal patroon van $\delta^{15}\text{N}$ in het SPM, die het gevolg is van een tijdelijk gelimiteerde biobeschikbare N-voorraad bij algengroei, is afwezig in Oligochaeta. Dit indiceert een meer stabiele detritus bron, of — minder waarschijnlijk maar niet uit te sluiten — een seizoenaal veranderend dieet dat tot een uitgemiddeld patroon leidt.



Figuur 2-25: Seizoenaal patroon van $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ op de slikken van de Notelaer (Oligohalien, Zeeschelde) voor Oligochaeta (Oligo), microfytobenthos (MFB), SPM (SPM) en met het oog zichtbare organische partikels in het slik (detritus, eigenlijk CPOM). Oligochaeta sluiten redelijk goed aan bij SPM, maar niet bij MFB.

De voorlopige conclusie voor de zoete en oligohaliene delen van de Zeeschelde is dat:

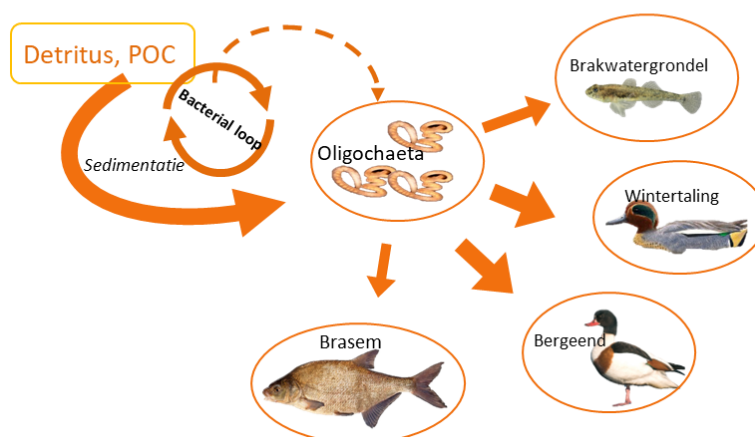
- macrobenthos op intertidaal slik vrijwel volledig bestaat uit Oligochaeta, en dat trofische relaties naar hogere trofische niveaus vanuit het benthisch compartiment vermoedelijk voornamelijk via deze groep verlopen (zie verder).
- Er is nog onzekerheid over wat de bottom-up drijvende kracht is van Oligochaeta biomassa: onderzoek in de Westerschelde suggereert een belangrijke rol voor microfytobenthos, ook voor detritivore deposit feeders zoals Oligochaeta. Voor de Zeeschelde suggereren studies dat Oligochaeta geen of weinig microfytobenthos consumeren, ook niet afhankelijk zijn van fytodetritus (afkomstig van lokaal fytoplankton), maar eerder leven van (micro-organismen die leven op) allochtoon (labiel) detritus.

- De productie van Oligochaeta zou in dat geval grotendeels bepaald worden door de hoeveelheid (semi-)labiel POC en geassocieerde micro-organismen. Zoals in het vorige hoofdstuk aangehaald is de CBOD mogelijk een indicatie van de hoeveelheid labiel POC die vervat zit in de C-flux vanuit het pelagiaal naar de slikken toe.

Oligochaeta zijn meer dan waarschijnlijk veruit de belangrijkste trofische link naar hogere trofische niveaus vanuit de slikken in de zoete en oligohaliene Zeeschelde. Van de Meutter et al. (2019) voerden onderzoek uit met exclusures op slikken met Oligochaeta tijdens de zomermaanden en konden aantonen dat in afwezigheid van onderwaterpredatoren de Oligochaeta biomassa 25–35% hoger lag. Door exclusures met verschillende maaswijdtes te gebruiken bleek dat vooral de kleinere predatoren de predatiedruk veroorzaakten, namelijk de soorten die door een maaswijdte van 13 mm geraakten. Onderzoek dat gebruik maakte van stabiele isotopen (Van de Meutter et al., 2019, 2021a) toonde aan dat inderdaad vooral de kleinere predatoren langneussteurgarnaal en bot, en in mindere mate ook de brakwatergrondels (exclusief de Young-of-the-Year (YOY) vissen, die vooral zoöplankton eten) een sterke trofische link hadden met Oligochaeta.

In het najaar en de winter, wanneer de aantallen van de kleine onderwaterpredatoren sterk afnemen, arriveren grote aantallen overwinterende grondeleenden in de Zeeschelde (Ysebaert et al., 1998; Caremans, 1999; Van Ryckegem et al., 2006; Verbesssem et al., 2008; Devos & Onkelinx, 2013). De enorme aantallen overwinterende eenden werden al lang vermoed vooral te overleven op een dieet van Oligochaeta, al worden Oligochaeta voor verschillende van deze eenden niet tot het traditioneel dieet gerekend (Van Ryckegem et al., 2006). Er was echter nauwelijks ander voedsel in grote hoeveelheden aanwezig op de slikken dat een dergelijk massa eenden kon dragen, waardoor de link indirect gelegd werd. Meer direct bewijs werd recent gevonden door Van de Meutter et al. (2023), waarbij een directe link tussen foerageerintensiteit van eenden en de lokale dichtheid van Oligochaeta werd aangetoond voor overwinterende wintertaling. Oligochaeta vertonen een zeer sterke toename in densiteit en biomassadichtheid van onderaan naar bovenaan het slik. Wintertaling foerageert enkel in de zones met hoge biomassadichtheden van Oligochaeta, boven een bepaalde ondergrens waaronder foerageren waarschijnlijk niet genoeg energie opbrengt heeft. Een bijkomend sterk bewijs voor de trofische link tussen wintertaling en Oligochaeta, volgt uit de vaststelling dat wintertalingen wel bij opkomend tij foerageren, maar nauwelijks bij afgaand tij. Dit opmerkelijk gedrag kan perfect verklaard worden doordat bij afgaand tij er veel minder wormen in de voor wintertaling bereikbare toplaag van het slik zitten dan bij opkomend tij, waarschijnlijk doordat de wormen verticaal migratiegedrag vertonen. Deze sterk op elkaar afgestemde gedragingen wijzen op een sterke onderling trofische relatie. Het is duidelijk dat tijdens de wintermaanden een belangrijke trofische link loopt van het bentische voedselweb naar overwinterende watervogels, vroeger nog meer dan nu (Figuur 2-26).

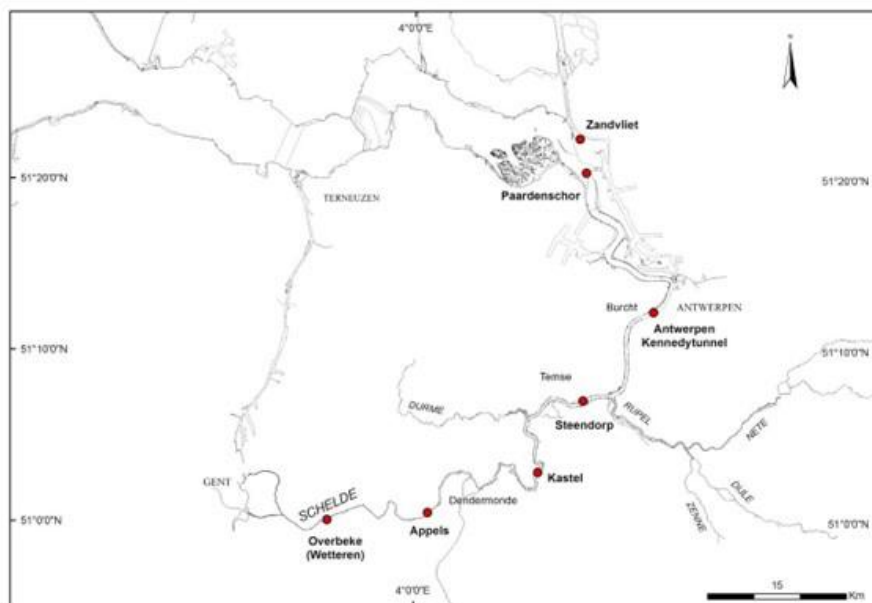
SLIKKEN - winter



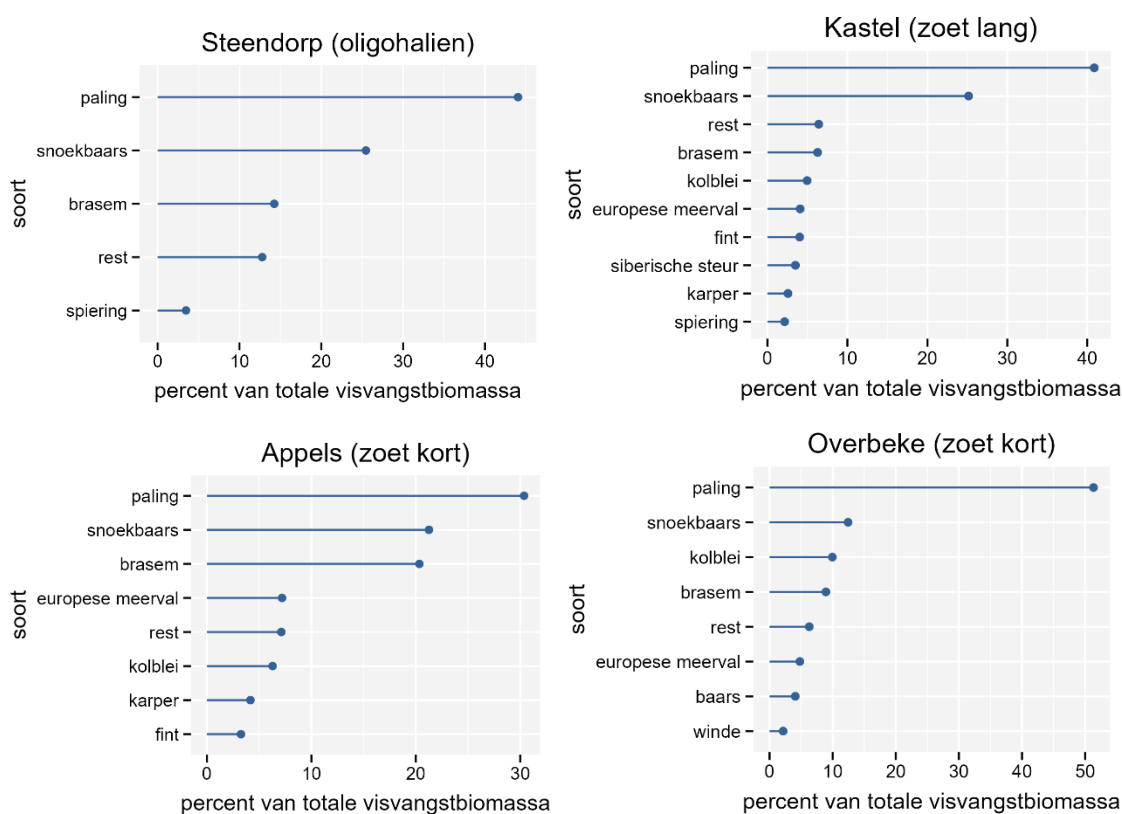
Figuur 2-26: Benthisch voedselweb op zoete en oligohaliene slikken van de Zeeschelde tijdens de wintermaanden.

Sinds het zuurstofrijker worden van het Scheldewater worden er op slechts enkele vangstdagen jaarlijks 20–30 vissoorten in de zoete Zeeschelde gevonden (Van Ryckegem et al., 2023). De benthische visgemeenschap wordt verondersteld gericht bemonsterd te worden met fuiken (Van Ryckegem et al., 2023). Het spectrum aan vissen dat op deze manier gevangen wordt, verschilt inderdaad aanzienlijk met dat van de ankerkuilen (zie 2.3.2). In de zoete en oligohaliene zone zijn er vier vaste bemonsteringslocaties: Steendorp (oligohalien), Kastel (zoet lang), Appels (zoet kort) en Overbeke (zoet kort) (Figuur 2-27). De belangrijkste soorten die gevangen worden volgens biomassa zijn (zie Figuur 2-28): paling, snoekbaars en brasem aangevuld met kolblei, karper, fint, spiering en nog wat andere (Van Ryckegem et al., 2023). Enkele reusachtige Europese meervallen dwingen omwille van hun enorme biomassa ook een plaatsje af in deze lijst. Bot en brakwatergrondel zijn vooral numeriek sterk vertegenwoordigd, maar hebben een relatief kleine biomassa bijdrage. In bepaalde periodes kunnen ze echter een belangrijk deel van de visgemeenschap uitmaken (Figuur 2-29).

Stroomafwaarts tot in Antwerpen blijven paling en snoekbaars de vangst domineren, maar de vangst bij het Paardenschor (Doel, dicht bij de Nederlandse grens) wordt gedomineerd door tong, zeebaars, bot, spiering, dunlipharder en schol, en is dus een volledig andere visgemeenschap (niet getoond).



Figuur 2-27: Fuikvangstlocaties in de Zeeschelde. Jaarlijks wordt op elke locatie in elke seizoen behalve de winter een vangst gedaan met twee dubbele schietfuiken (hoepeldiameter 90 cm) gedurende 24h aan de laagwaterlijn.



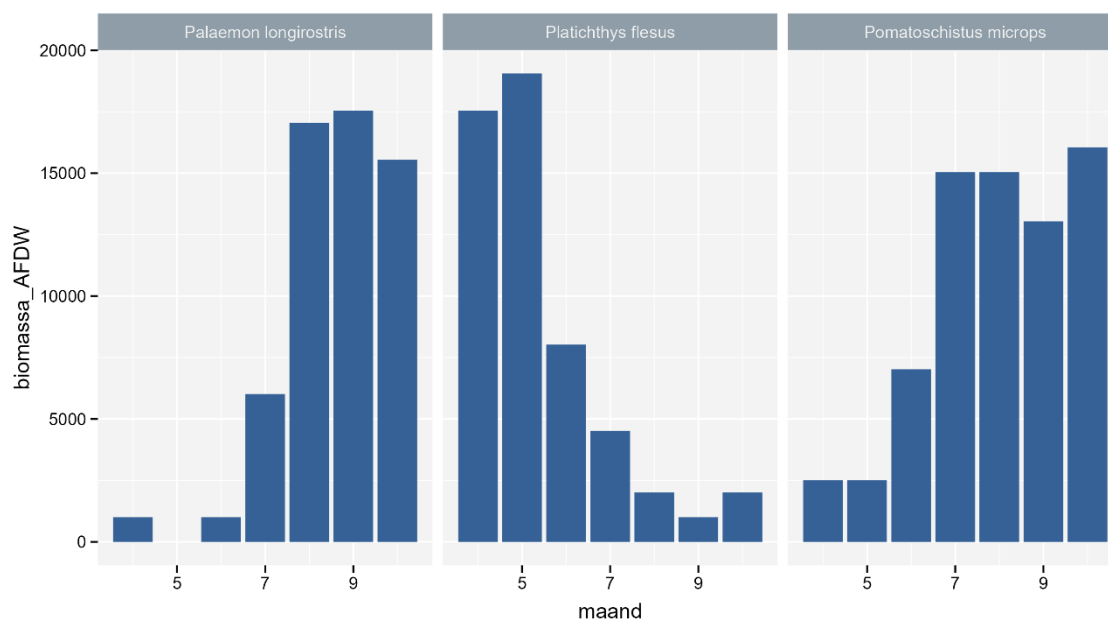
Figuur 2-28: Gemiddeld procentueel biomassa-aandeel (per seizoen, per jaar) voor de periode 2018–2022 per vissoort in de fuikvangsten voor vier locaties in de zoete en oligohaliene zones van de Zeeschelde. Vissoorten met een aandeel <2% zijn samengenomen ("rest") (Bron: V.I.S. databank – INBO, 2024).

Bovendien worden sinds de systeemomslag ook zeer grote aantallen en biomassa's van hyperbenthische Crustacea aangetroffen (De Neve et al., 2020; Van Ryckegem et al., 2023). Een deel van deze soorten specialiseert zich in het foerageren op Oligochaeta.

Experimenteel onderzoek (Van de Meutter et al., 2019) en onderzoek aan de hand van stabiele isotopen (Van de Meutter et al., 2019, 2021a, 2021b) identificeerde drie soorten die vooral of voor een belangrijk deel foerageren op Oligochaeta: bot (*Platichthys flesus*), middelgrote en grote brakwatergrondels (*Pomatoschistus microps*), en de langneussteurgarnaal (*Palaemon longirostris*). Ook grote brasem foerageert mogelijk op Oligochaeta, maar de studie gaf hierover geen uitsluitsel. Dit voedselweb staat voorgesteld in Figuur 2-30.

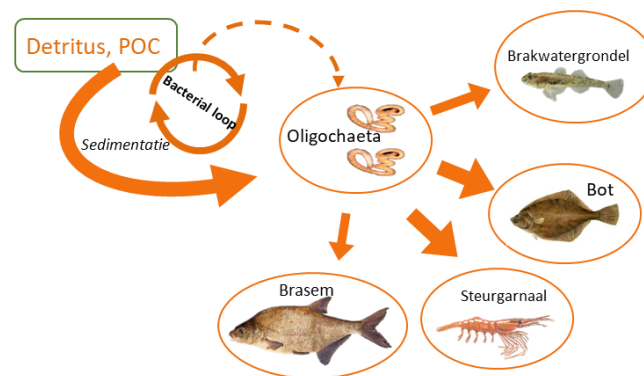
Het seizoenaal voorkomen van de kleine predatoren die op Oligochaeta prederen voor de periode 2014–2022 op basis van 4 stations (Ballooi, Rupel, Brede Schoren, Dendermonde) in de zoete en oligohaliene zone (+Rupel) staat in Figuur 2-29. Bot foerageert bijna exclusief op Oligochaeta maar is een voorjaarssoort in dit deel van het estuarium, langneussteurgarnaal en brakwatergrondel zijn soorten die opbouwen tijdens de zomermaanden en pieken aan het begin van de herfst (Figuur 2-29). De data tonen een piek in (juli) augustus–oktober. Bij een jaarrond staalname in 2014 (data niet getoond) en bij een focusstudie ter hoogte van de Notelaer (Van de Meutter et al., 2019) bleek dat de aantallen van deze predatoren in november pijlsnel daalden en in december terugvielen naar of onder het voorjaarsniveau van april zodat directe competitie met overwinterende watervogels beperkt is. Dat wil niet zeggen dat er geen competitie is. De biomassa van de Oligochaeta-gemeenschap groeit vanaf april en neemt doorheen het jaar toe tot september-oktober, waarna ze sterk afneemt. De onderwater predatoren onderdrukken deze groei van de wormengemeenschap tot op het moment dat de watervogels aankomen (Van de Meutter et al. 2019), en dus speelt een uitgesteld competitie-effect (of prioriteitseffect) tussen aquatische predatoren en watervogels.

Voor de ecosysteemshift toen de Schelde ter hoogte van de Rupelmonding nog anoxisch was (tot 2007), was er nog geen competitie tussen vogels en onderwater predatoren, omdat die laatsten ontbraken. Dit is waarschijnlijk één van de redenen dat er vroeger meer voedsel voor watervogels was en er meer watervogels overwinterden.



Figuur 2-29: Seizoenaal voorkomen (april–oktober) van drie onderwater predatoren die voor een groot deel op Oligochaeta foerageren in de zoete en oligohaliene Zeeschelde (BRON: INBO MONEOS monitoring).

SLIKKEN – lente-herfst



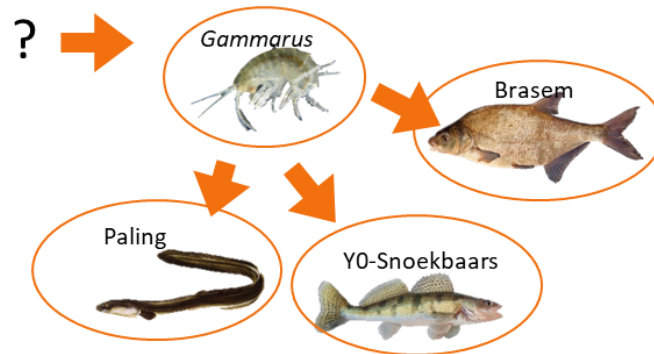
Figuur 2-30: Benthisch voedselweb op zoete en oligohaliene slikken van de Zeeschelde tijdens de lente tot herfst. Niet alle soorten zijn altijd even talrijk, maar lossen elkaar gedeeltelijk af tijdens het jaar

2.2.2 Het benthisch voedselweb van antropogeen harde substraten

Eén van de onverwachte resultaten van het onderzoek naar trofische relaties in de zoete en oligohaliene zone aan de hand van stabiele isotopen, was dat een belangrijk deel van de grotere vissoorten een dieet heeft dat voor een groot deel bestaat uit vlokreeften (Gammaridae), en mogelijk ook uit slikgarnalen (*Apocorophium*). Voor deze laatste is er in het isotopenonderzoek wat minder aandacht geweest, zodat het belang in het dieet van vissen meer onderzoek verdient, en wat voor alle resultaten geldt, verificatie via maaganalyses. Het relatief voorkomen van deze taxa in de zoete en oligohaliene Zeeschelde, voor inter- en subtidaal en met als referentie de Oligochaeta staat weergegeven in Figuur 2-31.

Vlokreeften (Gammaridae) hebben een bijzonder klein aandeel in het macrobenthos op zachte bodems (max. 3%), en worden vooral in hoogdynamische zones in het subtidaal gevangen (Van Braeckel et al., 2020). In zakken met hard substraat, die gedurende een maand ter plaatse gelaten werden om gekoloniseerd te worden, werden soms vele duizenden Gammaridae gevangen, ook in zakken die op slikken geplaatst werden (Jocqué et al., 2024). Dit toont aan dat deze dieren een ruimtelijke structuur nodig hebben om zich te bestendigen. Ook worden tussen en onder breukstenen vaak Gammaridae aangetroffen, dit is waarschijnlijk de habitat waar zij nu vooral verblijven. Een geschikte staalname methode om in deze habitat kwantitatief te verzamelen ontbreekt nog, waardoor we geen duidelijk beeld hebben van hun dichtheden of biomassa. De gemeenschap van deze artificiële harde breuksteenzones is daardoor als geheel slecht gekend. Alles lijkt er echter op te wijzen dat Gammaridae slechts beperkt op zachte substraten voorkomen, maar in grote aantallen in breuksteenzones zitten. Macrobenthos in breuksteenzones vormt ondertussen waarschijnlijk een belangrijke

Breuksteenzones inter- en subtidaal + Hoogdynamisch subtidaal



Figuur 2-32: Benthisch voedselweb op zoete en oligohaliene breuksteenzones en in hoogdynamische subtidale zones van de Zeeschelde.

Verder stroomopwaarts, vooral in de zoete zone, komt sinds begin de jaren 2000 subtidaal ook een hardsubstraat gemeenschap voor op breukstenen met de driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) en later ook de quagga-mossel (2015 eerste observatie) (*D. bugensis*) (Van Ryckegem & Soors, 2018). Op basis van de densiteiten in 2018 werd ingeschat dat hun impact op het huidige pelagische voedselweb, door hun filterfunctie van fytoplankton, beperkt is (Van Ryckegem & Soors, 2018). In hoeverre deze mossels een belangrijke voedselbron zijn voor andere organismen is niet gekend.

Ook in het mesohalien en de zone met sterke saliniteitsgradiënt blijft het voedselweb van de harde substraten onderbelicht. Deze gemeenschap is veruit het meest soortenrijk en kent een relatief hoge densiteit en biomassa aan bodemdieren en bivalven en heeft als kensoort *Boccardiella ligierica* (Ysebaert et al., 2000). Deze gemeenschap werd ook niet onderzocht in de rapportages van habitatmapping subtidaal (Van Braeckel et al., 2018). Ook de studie van Ysebaert et al. (2000) bemonsterde slechts de rompgemeenschap van de breuksteenzones – de overgangsgebieden tussen zacht en harde substraten (grote breukstenen) waar het nog mogelijk was om met een van Veengrijper (vaak gedeeltelijke) staalname te doen. Naar de soortendiversiteit, densiteit en rol in het voedselweb van macrobenthos op harde substraten in de brakkere zones van de Zeeschelde is er weinig tot geen kennis.

2.3 HET PELAGISCH VOEDSELWEB IN DE ZEESCHELDE

2.3.1 Autotrofe en heterotrofe productie en het zoöplankton

De basis voedselbronnen voor de voedselketens in het pelagiaal zijn het fytoplankton (de basis van de autotrofe voedselketen) en de organische partikels (POC) met de geassocieerde microbiële gemeenschap van bacteriën en protisten (de basis van de heterotrofe voedselketen).

2.3.1.1 Micro- en mesozoöplankton

De belangrijkste schakel tussen deze basisbronnen en hogere biota is het zoöplankton. In estuaria wordt het zoöplankton gedomineerd door microzoöplankton (vooral Rotifera) en mesozoöplankton (vooral copepoden). Rotifera kunnen in belangrijke mate vorm geven aan de fytoplankton gemeenschap (Muylaert, 1999) en kunnen soms (periodiek) een relatief belangrijke biomassa-bijdrage hebben aan het totale zoöplankton (Muylaert, 1999; Park & Marshall, 2000). Ze zijn een belangrijke onderdeel van het dieet van visjuвениelen en worden daarom bijvoorbeeld frequent ingezet in aquacultuur (Lubzens et al., 1989). Rotiferen kunnen ook een belangrijk voedselitem zijn van copepoden (Muylaert, 1999; Brandl, 2005). Naast Rotifera zijn er nog andere microzoöplankton soorten; bijvoorbeeld de Amoeboïde *Asterocaelum*, die in grote densiteiten in de zoete Zeeschelde kunnen voorkomen en het fytoplankton begrazen. Studies naar het relatief belang van microzoöplankton in het voedselweb zijn echter schaars, ook in de Zeeschelde. We zullen er hierna weinig aandacht aan besteden, wegens gebrek aan kennis, hoewel hun ecologische en trofische rol significant kan zijn.

Het micro- en mesozoöplankton was bijzonder schaars tijdens de anoxische periode in de Zeeschelde, maar nam sterk toe in de jaren '90 van de vorige eeuw (geleidelijke overgang naar periodiek hypoxische/oxische toestand). In de oligohaliene en zoete zones namen de densiteiten van copepoden met twee grootteordes toe in vergelijking met de jaren 1960 (Appeltans et al., 2003). In de zoete en oligohaliene Zeeschelde is sinds de systeemomslag een shift gebeurt van een door cyclopoïde copepoden gedomineerde mesozoöplanktongemeenschap naar een door *Eurytemora* (calanoïde copepoden) gedomineerde gemeenschap (Chambord et al., 2016; Maris et al., 2020b). Vóór de ecosysteemomslag was *Eurytemora affinis* beperkt tot de brakke zone (Appeltans et al., 2003).

2.3.1.1.1 De oligohaliene, saliniteitsgradiënt en mesohaliene zone

Naar het dieet van copepoden in de Zeeschelde gebeurde verschillende studies (Tackx et al., 2003; De Brabandere, 2005; Pascal et al., 2009). In de oligohaliene (en saliniteitsgradiënt) zone leven zowel calanoïde als cyclopoïde copepoden op een dieet van lokaal fytoplankton. Bij de calanoïde copepoden, met als numeriek belangrijke vertegenwoordiger *Eurytemora affinis*, is een selectief foerageergedrag aangetoond. Zelfs indien fytoplankton maar 5% van het POC uitmaakt, dan nog zal het dieet van *E. affinis* voor 80% uit fytoplankton bestaan (Gasparini & Castel, 1997; Tackx et al., 2003). Bij cyclopoïde copepoden wordt vermoed dat ze op de heterotrofe microbiële gemeenschap prederen. Die heterotrofe microbiële gemeenschap gebruikt vooral lokaal fytodetritus, zeker wanneer het SPM in hoge mate uit met heterotrofe micro-organismen verweven POC vlokken bestaat (Gasparini & Castel, 1997). Een meer recente studie (Van de Meutter et al., 2019) aan de hand van stabiele isotopen in de oligohaliene zone waarbij een niet gespecificeerd mengstaal van copepoden geanalyseerd werd, bleek inderdaad dat deze copepoden een sterke specifieke trofische link hadden met

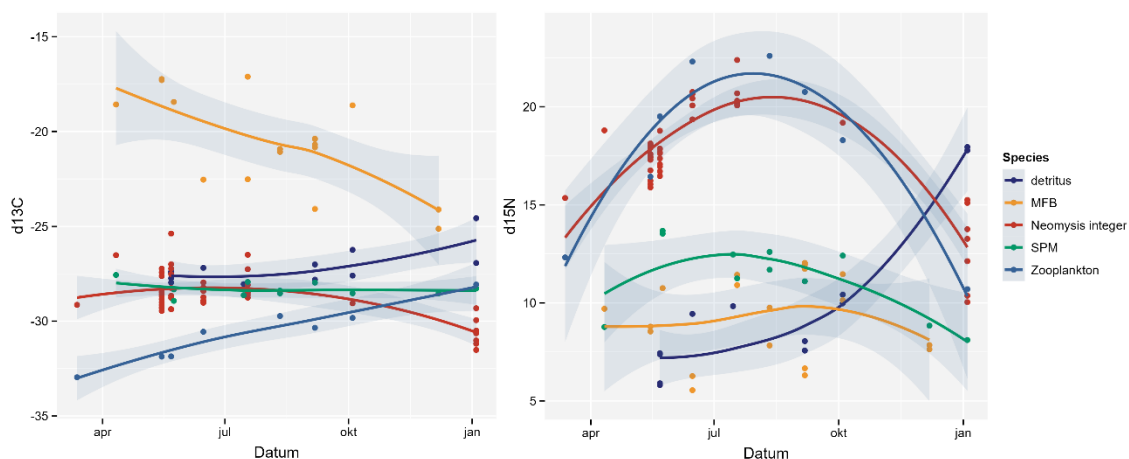
lokaal fytoplankton of fytodetritus, of van trofische nauw geassocieerde micro-organismen. Zowel calanoïde als cyclopoïde copepoden zijn in het oligohalinicum dus direct of indirect afhankelijk van lokaal fytoplankton.

2.3.1.1.2 De zoete Zeeschelde

In de zoete zones van de Zeeschelde is het dieet van calanoïde copepoden vergelijkbaar met dat in het oligohalien en bestaat er eveneens uit het lokaal fytoplankton. De cyclopoïde copepoden leven ook net als in het oligohalien vooral van fytodetritus (inclusief heterotroof microbieel leven erop), maar dit is hier waarschijnlijk vooral van allochtone origine (De Brabandere, 2005). Er blijft hier wat onzekerheid over, ook omdat deze studie al enigszins gedateerd is, maar ook omdat deze gemeenschap uitermate complex is (Muylaert, 1999). Cyclopoïde copepoden kunnen in een trofische keten zowel positie 2 als positie 5 als toppredator innemen (bacteriën - ciliaten - carnivore ciliaten - rotiferen – cyclopoïde copepoden). Bovendien zijn de organische floccs die als voedsel kunnen dienen vaak bedekt met polysaccharide-excreties van micro-organismen (Limoli et al., 2015), waarin zowel allochtoon detritus als lokaal fytoplankton verweven kan zitten (Muylaert, 1999; Limoli et al., 2015) waardoor een bijzonder ingewikkeld en moeilijk te ontcijferen stabiele isotopensignaal ontstaat. Alleszins verschilde het patroon van het stabiele isotopen signaal van cyclopoïde copepoden met dat van calanoïde copepoden, terwijl in de oligohaliene en mesohaliene Zeeschelde er duidelijk een overeenkomst was tussen beiden (De Brabandere, 2005).

2.3.1.2 Het macro-zoöplankton

Naast het micro- en mesozoöplankton, is er sinds de ecosysteemshift ook een belangrijke gemeenschap van macrozoöplankton in de Zeeschelde, die vooral bestaat uit aasgarnalen (Mysidae). In de zoete en oligohaliene zone bestaat de Mysidae gemeenschap uit één enkele soort: *Neomysis integer*. Maaganalyses van *N. integer* in de Schelde zijn in lijn met studies in andere gebieden en tonen aan dat ze vooral op zoöplankton (copepoden, rotifera) foerageert en relatief weinig op fytoplankton, maar dat er wel grote hoeveelheden organische vlokken en detritus in de magen zitten (Focke-dey & Mees, 1999; Focke-dey, 2005). De studie van Focke-dey in de Schelde gebeurde nog vóór de ecosysteemshift en was daarom beperkt tot de brakke zone, en het is niet zeker dat ze in de zoete zone (met relatief meer fytoplankton) hetzelfde dieet heeft. Zo werd onder andere in de Gironde een directe benthische link vastgesteld, waarbij een deel van de Mysidae bij hoog water benthische prooien (juvenile Amphipoda, Oligochaeta, harpactoid copepoda) gaat zoeken op de slikken (David et al., 2016). Recent onderzoek met stabiele isotopen in de oligohaliene zone van de Zeeschelde, toonde aan dat Mysidae een parallel isotopen signaal vertonen aan dat van copepoden, met een sterk unimodaal seizoensaal $\delta^{15}\text{N}$ patroon (Figuur 2-33). Dit patroon wijst op een sterke link met lokaal fytoplankton door seizoensale depletie van N_{14} (De Brabandere, 2005), of met snel groeiende, trofisch zeer nauw met fytoplankton-geassocieerde soorten zoals heterotrofe ciliaten of copepoden. De studieopzet was niet toegespitst op de trofische positie van *Neomysis* en kan onvoldoende de basisbronnen discrimineren, dus we nemen vanuit bestaande literatuur aan dat *Neomysis* dit patroon vertoont doordat ze sterk predeert op copepoden, maar kunnen niet uitsluiten dat ook fytoplankton gegeten wordt. Het getoonde patroon wijkt enigszins af van wat je zou verwachten bij een dieet dat uitsluitend uit copepoden bestaat, dus wellicht worden ook andere bronnen (detritus, micro-organismen, ...) uit het SPM geassimileerd. Er zijn geen indicaties voor een belangrijke benthische link.



Figuur 2-33: Seizoenaal patroon van $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ ter hoogte van de Notelaer (Oligohalien, Zeeschelde) voor zoöplankton (partim copepoden), microfytobenthos (MFB), SPM (SPM), met het oog zichtbare organische partikels in het slik (detritus) en de aasgarnaal *Neomysis integer*.

2.3.1.3 Samenvatting zoöplankton

Samengevat bestaat de basis van het pelagisch voedselweb primair uit een trofische link tussen fytoplankton en copepoden. Dit is steeds het geval voor de calanoïde copepoden maar de cyclopoïde copepoden foerageren in de zoete zone mogelijk vooral op micro-organismen die leven van allochtoon fyto-detritus (allochtoon labiel POC). Opmerkelijk is dat hoewel in het bestudeerde bovendee van het Schelde-estuarium heterotrofie (in zijn ruime vorm, dus inclusief alle productie van micro-organismen) domineert over autotrofie, deze heterotrofe basis van het voedselweb schijnbaar relatief minder wordt doorvertaald naar hogere trofische niveaus. Dit heterotroof deel aan de basis van het voedselweb is echter uiterst complex, met tal van participerende soorten en mogelijke vele trofische niveaus, en is nog onvoldoende gekend, waardoor conclusies voorbarig zijn. Er wordt wel eens gesuggereerd dat net omwille van die complexiteit en de vele trofische niveaus de heterotrofe energie in een estuarien systeem minder efficiënt doorgegeven wordt naar hogere organismen (De Brabandere, 2005), en daarom vooral via rechtstreekse heterotrofie door hogere organismen (zoals Oligochaeta) verloopt (dus een parallel circuit als het ware).

In de zoete en oligohaliene Zeeschelde is sinds de systeemomslag een shift gebeurd van een door cyclopoïde copepoden gedomineerde mesozoöplanktongemeenschap naar een door *Eurytemora* (dus calanoïde copepoden) gedomineerde gemeenschap (Chambord et al., 2016; Maris et al., 2020b). Ongeacht wat precies het dieet is van cyclopoïde copepoden, is daarmee duidelijk dat fytoplankton veruit de belangrijkste basisbron is voor totale copepoden productie in de huidige toestand. Aangezien het hogere pelagiale voedselweb vooral verder bouwt op copepoden (zie verder), betekent dit dat heterotrofe pelagiale productie een kleine of zelfs marginale bijdrage levert aan het voedselweb van hogere organismen. Overigens maken ook de ecosysteemmodellen van de Zeeschelde meestal de assumptie dat zoöplankton productie grotendeels bepaald wordt door fytoplankton (Naithani et al., 2016). De vaststelling dat de voedselketen vanuit pelagiale heterotrofe productie in de Zeeschelde lijkt te eindigen bij micro-organismen vertoont gelijkenissen met de vergelijkbare waarneming in het benthisches voedselweb van de Westerschelde (Herman et al., 2000b) en mogelijk ook in de Zeeschelde.

////////////////////////////////////

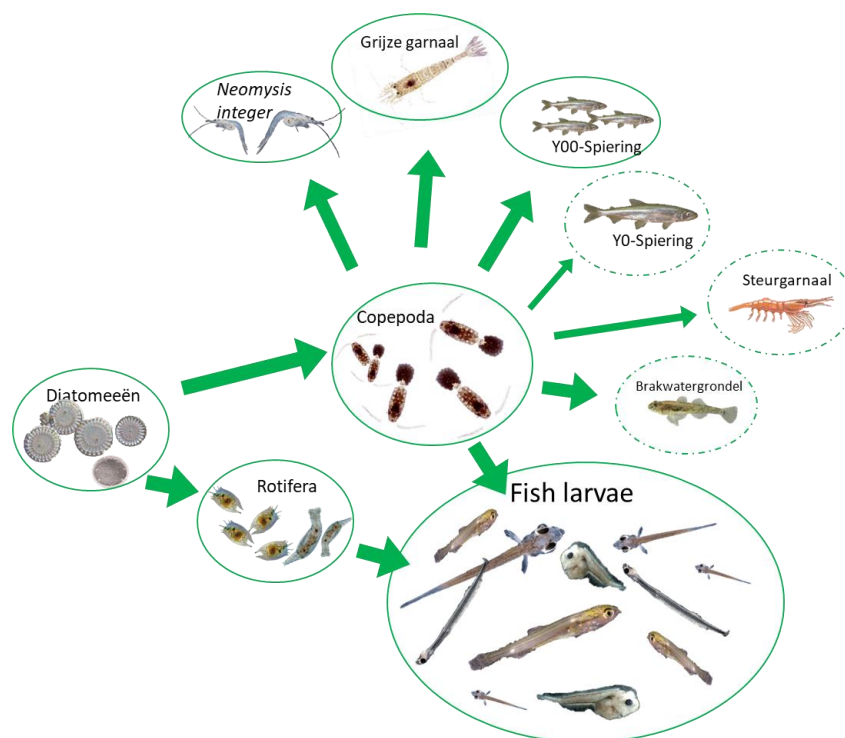
2.3.2 Hogere organismen

Het dieet van de meeste hogere organismen in het pelagiaal van de zoete en oligohaliene Zeeschelde bestaat grotendeels uit zoöplankton, met name roeipootkreeftjes (copepoden) en/of aasgarnalen (voornamelijk *Neomysis integer*). Deze beide prooien vormen de basis van het pelagiaal voedselweb. Roeipootkreeftjes (en eventueel ook rotiferen, zie hoger) zijn de belangrijkste voedselbron voor hogere trofische niveaus in het pelagisch voedselweb. Ze vormen de belangrijkste voedselbron voor de kleinste stadia van de meerderheid van de pelagische hogere organismen, en ze zijn op die manier cruciaal voor de kraamkamer- en opgroefunctie die het estuarium heeft. De Zeeschelde wordt door ongeveer 40 vissoorten als opgroeigebied gebruikt en ongeveer 30 soorten planten zich in de Zeeschelde voort (Van Ryckegem et al., 2020).

Veel soorten ondergaan een snelle ontogenetische dieetshift naar andere prooien, maar een aantal soorten blijven (lang) nadat ze de larvale fase ontgroeit zijn een zoöplanktonpredator. De studies van Van de Meutter et al. (2021b) en Maes et al. (2003) toonden aan dat met name haring, sprat (beide enkel in brak en oligohalien), spiering, brakwatergrondel en grijze garnaal in de Zeeschelde een dieet hebben dat grotendeels gebaseerd is op roeipootkreeftjes (Van de Meutter et al., 2021b). Ook de kleinste stadia van bot in de brakke zone (wanneer bot in de zoete zone aankomt is ze vaak al iets groter) foerageren op roeipootkreeftjes. Dit past in een algemener beeld waarbij de kleinste stadia van vrijwel alle vissoorten overleven op een dieet van zoöplankton (Maes et al., 2003). Wanneer bot groter wordt en hoger op in het estuarium vertoeft verandert ze haar dieet naar Oligochaeta. Steurgarnaal heeft naast Oligochaeta ook een belangrijk deel copepoden op het menu staan (Van de Meutter et al., 2021a).

De aasgarnaal *Neomysis* is een tweede belangrijk bulk-prooi in de Zeeschelde. In de zoete zone hebben de wat grotere exemplaren van zeebaars en fint een belangrijk aandeel *Neomysis* in hun dieet. De kleinere exemplaren van deze soorten eten waarschijnlijk ook copepoden. Gezien het vrij gelijkend stabiele-isotopen-sigitaal van *Neomysis* en copepoden in de Zeeschelde worden deze resultaten best nog verder onderbouwd. Maes et al. (2003) gebruikten maaganalyses voor dieetbepaling van vis in de brakke zone van de Zeeschelde en vonden een belangrijke (soms tijdelijke) bijdrage van aasgarnalen aan het dieet van snoekbaars, paling en brakwatergrondel.

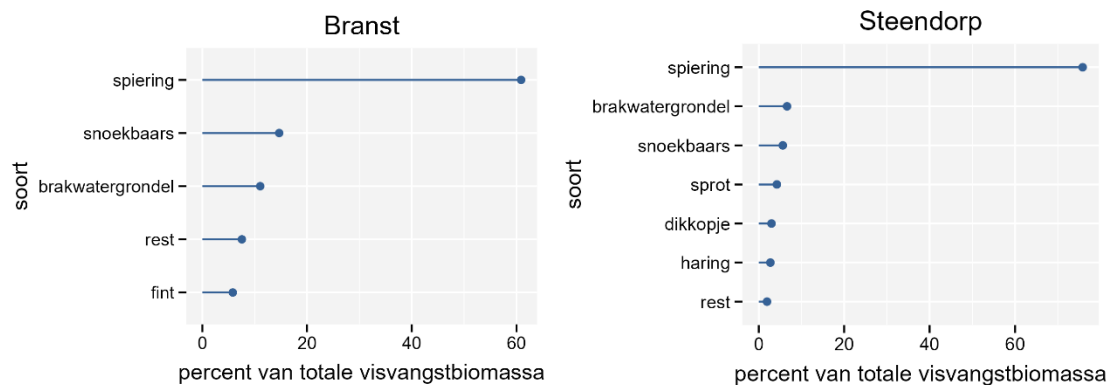
Een samenvattend schema van de gekende interacties in het pelagisch voedselweb van de zoete tot oligohaliene Zeeschelde staat in Figuur 2-34.



Figuur 2-34: Pelagisch voedselweb in de zoete en oligohaliene Zeeschelde. Enkel producenten en eerste orde zoöplankton-predatoren worden weergegeven. De dikte van de pijlen is evenredig met het belang in het dieet van de soort, niet met de grootte van energietransfer.

Een aantal van de grotere vissoorten ondergaat een ontogenetische dieetverschuiving naar piscivorie in de grotere levensstadia (zie bv. Maes et al. 2003). Snoekbaars is wellicht de belangrijkste piscivoor in het pelagiaal van de Zeeschelde, hoewel ze als bodemvis bekend staat. Maes et al. (2003) vonden dat het dieet van snoekbaars bij Doel (mesohaliene zone) in 1994 en 1995 vooral bestond uit de aasgarnaal *Neomysis integer* en vis. De recentere studie met stabiele isotopen in de oligohaliene zone van de Zeeschelde was niet in staat om het dieet van snoekbaars te identificeren (Van de Meutter et al., 2021b).

De pelagiale visgemeenschap wordt bemonsterd aan de hand van ankerkuilvangsten (Breine et al., 2018). Voor de Boven-Zeeschelde zijn er vaste stations te Branst (zoet lang) en Steendorp (oligohalien). In beide zones wordt het numerieke en biomassa aandeel van de vangsten gedomineerd door spiering, gevolgd door brakwatergrondel. Samen hebben deze soorten van de lente tot de herfst een aandeel van 70-90% in de vangst (Van Ryckegem et al., 2018, 2021, 2022, 2023). Periodiek treden andere soorten op de voorgrond. In Steendorp zijn haring en sprot soms zeer talrijk, in beide gebieden zijn er soms hoge densiteiten snoekbaars en fint (Figuur 2-35Figuur 2-35).



Figuur 2-35: Gemiddeld procentueel biomassa-aandeel (per seizoen, per jaar) voor de periode 2018-2022 per vissoort in de ankerkuilvangsten voor twee locaties in de zoete (Branst, zoet lang op 8 km van Steendorp) en oligohaliene zone (Steendorp) van de Zeeschelde. Vissoorten met een aandeel <2% zijn samengenomen ("rest").

3 OVERZICHT SYSTEEMECOLOGIE ZOETE EN OLIGOHALIENE ZEESCHELDE: DE VERSCHILLEN IN RUIMTE EN TIJD IN BEELD

In voorgaande hoofdstukken werd een algemeen overzicht gegeven van de werking van het estuariene Zeeschelde-ecosysteem. Vervolgens werd er dieper ingezoomd op de soms grote verschillen tussen de verschillende delen van de Zeeschelde, zoals het benthisch en het pelagisch deel, de veranderingen doorheen de tijd, en de veranderingen in de gemeenschap van soorten die deel zijn van het voedselweb.

Om tussen de bomen het bos nog te kunnen zien, geven we hierna in beknopte schema's en beknopte teksten achtereenvolgens de werking van het voedselweb onder zijn verschillende verschijningsvormen, met als doel een helder overzicht. We beperken ons hierbij tot de zoete en oligohaliene delen van de Zeeschelde. Enerzijds omdat er voor deze delen veel nieuwe kennis is en er nog geen recent overzicht van het ecosysteemfunctioneren beschikbaar was, en anderzijds omdat er voor het brakke deel relatief weinig nieuwe inzichten zijn.

De opdeling die we hieronder maken vertrekt in de eerste plaats van *3 types van ecosystemetoestanden*:

Type I: Anoxie tijdens de zomer, hypoxie tot redelijk zuurstofrijk water tijdens de winter. In het pelagiaal noch in het benthisch compartiment komen grotere organismen voor; fytoplankton wordt deels onderdrukt door gebrek aan zuurstof en ammonium-toxiciteit.

Type II: Een overgangstoestand; tijdens de zomer snel wisselende periodes van algenbloei en veel zuurstof, afgewisseld met periodes met grote sterfte van fytoplankton en hypoxie of anoxie. De populatie van grotere aquatische organismen neemt licht toe, maar wordt gehinderd door lokale periodische anoxie, en een migratiebarrière ter hoogte van de Rupelmonding, waar er nog steeds anoxie heerst tijdens de zomer. De winterperiode is voor wat betreft de deelnemende soorten vergelijkbaar met Type I, maar de opgebouwde de detritivore energie, en dus de abundantie in het voedselweb was minder, door toegenomen respiratie tijdens de zomer.

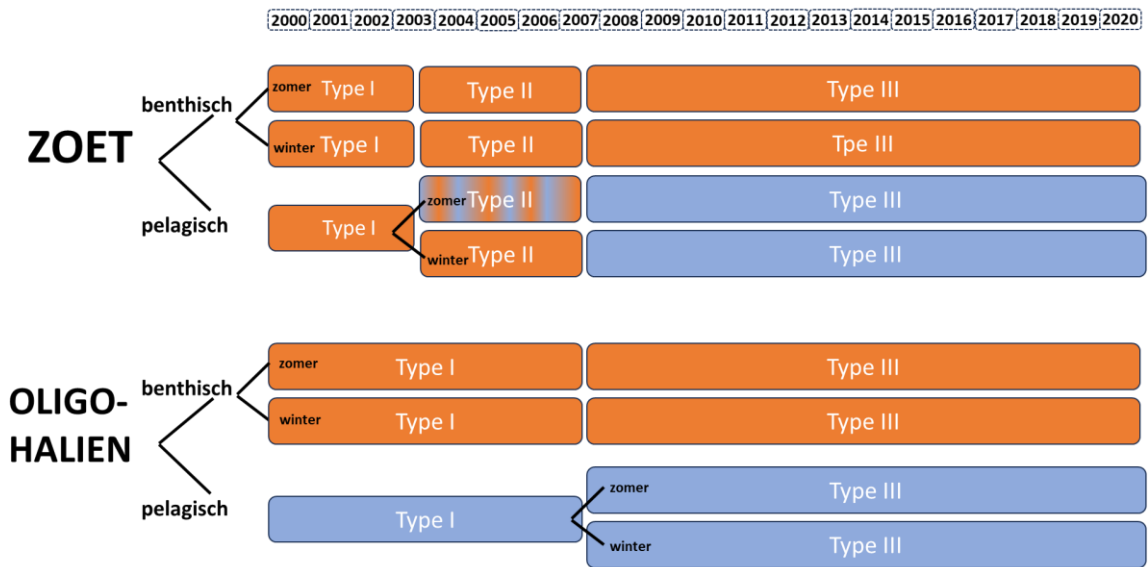
Type III: Het water is **zuurstofrijk**, grotere aquatische organismen herkoloniseren de Zeeschelde. Algenbloei neemt toe en vertoont typische seizoenale bloeiperiodes. Detritivore energiereserves nemen af ten koste van primaire productie.

Verder maken we waar relevant nog een onderscheid tussen het benthisch en pelagisch voedselweb, en tussen seizoenen. Vanuit het perspectief van het ecosysteemfunctioneren is het belangrijk om het onderscheid te maken tussen een toestand waarbij de basis van het voedselweb/ecosysteem voornamelijk draait op lokaal geproduceerde autotrofe energie (fotosynthese) of op detritale (heterotrofe) energie (dode organische verbindingen, minstens deels aangevoerd door de rivier). We geven een inschatting afgaande op de huidige kennis of een ecosystemetoestand autotroof dan wel heterotroof gebaseerd is. Een overzicht van de verschillende voedselweb toestanden staat in Figuur 3-1.

De getoonde voedselweb schema's van het benthisch compartiment zijn enkel van toepassing op zachte substraten. Het voedselweb op hard substraat verschilt heel waarschijnlijk sterk hiervan, en zeker in de zoete zones van de Zeeschelde is hard substraat talrijk aanwezig en

////////////////////////////////////

heeft het waarschijnlijk een grote bijdrage aan het totale voedselweb. Omdat onze kennis over de ecologie van harde substraten in de Zeeschelde nog vrij onvolledig is, wordt het hier niet afzonderlijk opgenomen (maar zie 2.2.2 voor een overzicht van de huidige kennis).



Figuur 3-1: Overzicht van de vermoedelijke, temporele en ruimtelijke verschillende toestanden in ecosysteemfunctioneren en voedselwebstructuur voor de zoete en oligohaliene Zeeschelde. Elk blok staat voor een verschillende voedselweb toestand (zie verder). De kleuren geven aan of de basisenergie in het voedselweb vooral komt van allochtoon heterotroof materiaal (oranje) of uit lokaal autotroof materiaal bestaat (blauw). Zie tekst voor uitleg bij de ecosystemetoestanden Types 1–3. Er zijn 17 “blokken” in het bovenstaande diagram, wat overeen komt met 18

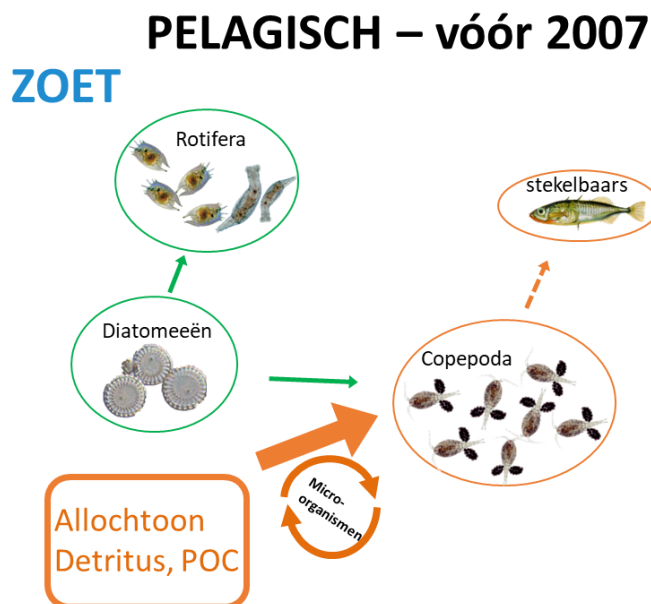
3.1 DE ZOETE ZEESCHELDE

3.1.1 Pelagisch

Periode 2000–2007 (Figuur 3-2)

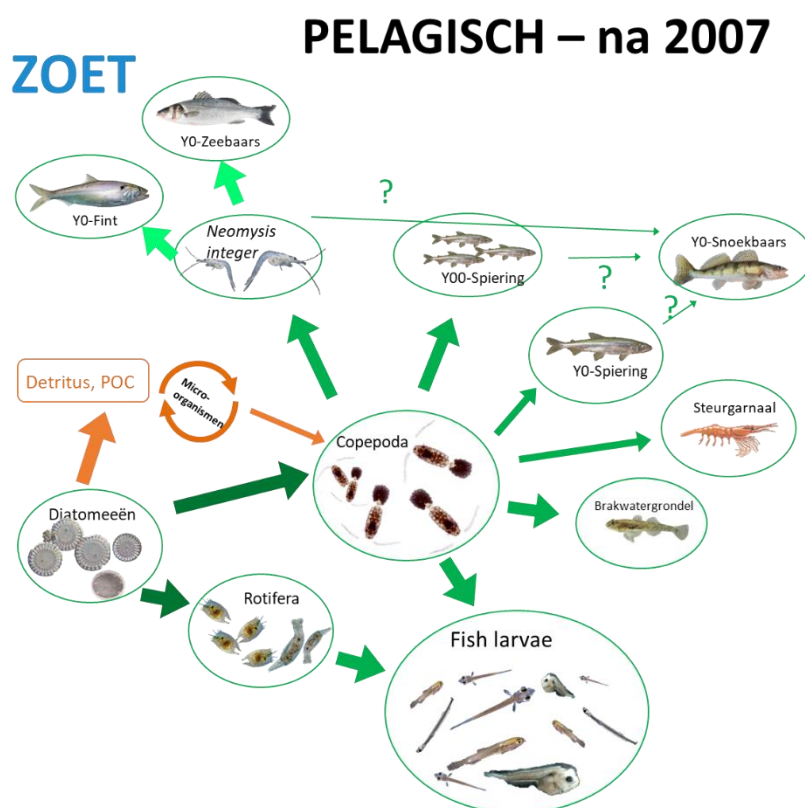
Vóór 2007 werd het zoöplankton in de zoete Zeeschelde gedomineerd door cyclopoïde copepoden. De hoofdvoedselbron van deze copepoden is waarschijnlijk allochtoon (fyto-)detritus. Het voedselweb draaide dus op heterotrofe, vanuit de bovenstroomse rivierdelen (allochtoon) geïmporteerde energie. Waarschijnlijk was er nog een belangrijk deel microzoöplankton (zoals rotiferen) dat wel op fytoplankton teerde, maar dat slechts beperkt verder in het voedselweb opgenomen werd. In dit deel van de Zeeschelde waren er al vanaf 2003 periodes met hogere zuurstofwaarden en waren er doorheen het groeiseizoen verschillende algenbloeien (“flickering”). Hoewel dit ongetwijfeld een impact zal gehad hebben op het voedselweb, veronderstellen we hier met de huidige kennis dat omwille van de blijvende dominantie van cyclopoïde copepoden (Mialet et al., 2011; Chambord et al., 2016), en de absentie van hogere predatoren (zie hierna), deze impact beperkt was en de basisenergie, en zeker de samenstelling en constellatie van het voedselweb, tussen 2000–2003 en 2003–2007 vrij vergelijkbaar was.

Hogere organismen zijn in deze periode weinig talrijk. Door de anoxie in de oligohaliene zone zijn er geen diadrome, mariene migranten of estuariene migranten (zowel vissen als Crustacea) die kunnen doordringen tot in de zoete zone. In het zeer natte jaar 2002, zijn er tijdelijk wat hogere zuurstofwaarden en kan een kleine hoeveelheid bot de zoete zone bereiken. Maar doorgaans bestaat het visbestand in hoofdzaak uit stekelbaars, rietvoorn, kolblei en paling (Breine et al., 2011). Enkel stekelbaars en mogelijk jonge kolblei en rietvoorn zullen wellicht hebben gefoerageerd op copepoden.



Figuur 3-2: Schematische weergave van de hoofdrolspelers en de belangrijkste energie doorstroomlijnen in het pelagische voedselweb van de zoete Zeeschelde voor de periode 2000–2007.

Nadat de anoxische barrière in het oligohalien verdween (ca. 2007), koloniseerden een heleboel nieuwe organismen de zoete zone. Van groot belang voor het systeemfunctioneren was de neergang van de cyclopoïde copepoden, typische filter feeders, en de opkomst van calonoïde copepoden, met name *Eurytemora affinis*. Deze laatste zijn typische fytoplanktongrazers zodat de motor van het voedselweb overschakelde van voornamelijk allochtone heterotrofe naar voornamelijk lokale autotrofe energie. Een brede set van zowel hyperplanktonische Crustacea als diadrome of estuariene migrerende vissen eten vanaf nu van de roeipootkreeftjes. Bulksoort is de spiering, die waarschijnlijk veruit de voornaamste zoöplanktonpredator is. De Zeeschelde fungeert na een decennialange dode periode opnieuw als opgroei gebied of voortplantingsgebied voor veel vis- en schaaldiersoorten. Al deze soorten hebben minstens gedurende een korte periode levensstadia die van het (micro- en meso-)zoöplankton leven. Tweede orde predatoren — met aasgarnalen als voedsel — zijn de fint en zeebaars. Piscivore predatie is vooral te verwachten van snoekbaars en paling, die beide talrijk kunnen zijn in dit deel van de Zeeschelde (Breine et al., 2011; Van Ryckegem et al., 2023) (Figuur 2-35, Figuur 3-3). De getoonde interacties zijn een samenvatting overheen een heel jaar. De meeste van de getoonde interacties gebeuren van de lente tot de herfst. Een voedselweb-model voor de winter wordt niet getoond, maar is sterk verschillend en bevat veel minder soorten en veel minder aantallen (biomassa).



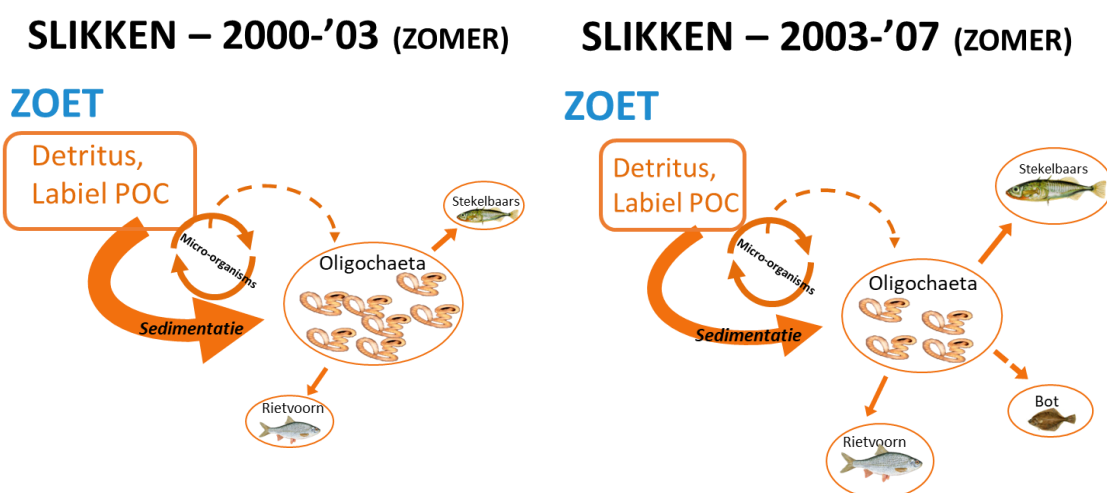
Figuur 3-3: Schematische weergave van de hoofdrolspelers en de belangrijkste energie doorstroomlijnen in het pelagische voedselweb van de zoete Zeeschelde voor de periode na 2007. De meerderheid van de getoonde interacties gebeuren tijdens de lente-herfst periode.

zomer

Tijdens de zuurstofarme periode voorafgaand aan 2003 vinden we lage aantallen vissen, vooral stekelbaars en rietvoorn. Na de waterkwaliteitsverbetering vanaf 2003, nemen vissen enigszins toe met als belangrijke soorten de kolblei, paling, rietvoorn en de stekelbaars (Breine et al., 2011). In enkele jaren werd toen ook al bot vastgesteld, wat aantoont dat heel soms de anoxische horde in het oligohalien kon genomen worden, waarschijnlijk doordat bot vroeg op het jaar de Schelde opzwemt, en tijdens de wintermaanden de zuurstofstress veel lager was (Figuur 2-6). Maar hun rol in het voedselweb bleef beperkt. Andere diadrome soorten migreren later op het jaar en konden de zoete Zeeschelde niet bereiken.

De bovenvernoemde vissoorten zijn gekend als benthivoren of omnivoren met vaak een sterke benthische link, en vermoedelijk waren zij Oligochaeta predatoren (Lammens, 1986; Yazicioglu et al., 2017). We kunnen de mogelijkheid niet uitsluiten dat in de harde substraten, die toen nooit bemonsterd zijn, nog alternatieve prooien zoals bv. Gammaridae aanwezig waren. Omdat Gammaridae kritischer zijn dan Oligochaeta voor wat betreft waterkwaliteit (Boets et al., 2011), waren ze waarschijnlijk relatief zeldzaam en daardoor als voedselbron vermoedelijk minder belangrijk. Daaruit volgt de assumptie dat benthische predatoren in die periode vooral van Oligochaeta leefden.

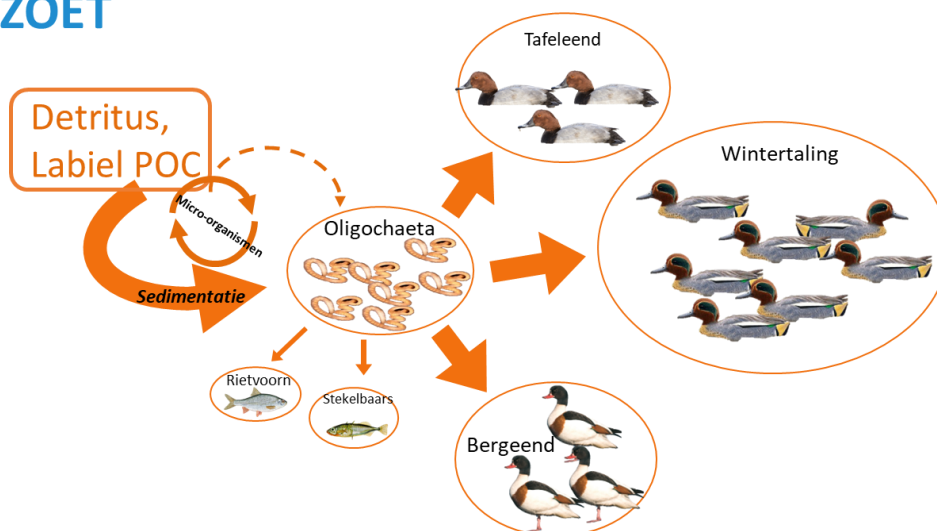
Samengevat bestond het zomers benthisch voedselweb uit een grote voorraad Oligochaeta waar een beperkt aantal vissen op foerageerde. Na 2003 nam de hoeveelheid Oligochaeta af doordat er minder labiel koolstof op het slik werd afgezet (een gevolg van de gestegen zuurstofwaardes), maar nam tegelijk het visbestand toe, al was dat nog steeds erg bescheiden in biomassa en weinig divers, zeker in vergelijking met de periode na 2007 (Figuur 3-7).



Figuur 3-4: Schematische weergave van de hoofdrolspelers en de belangrijkste energie doorstroomlijnen in het (intertidale) benthische voedselweb van de zoete Zeeschelde voor de zomerperiode. Links: 2000–2003, rechts: 2003–2007.

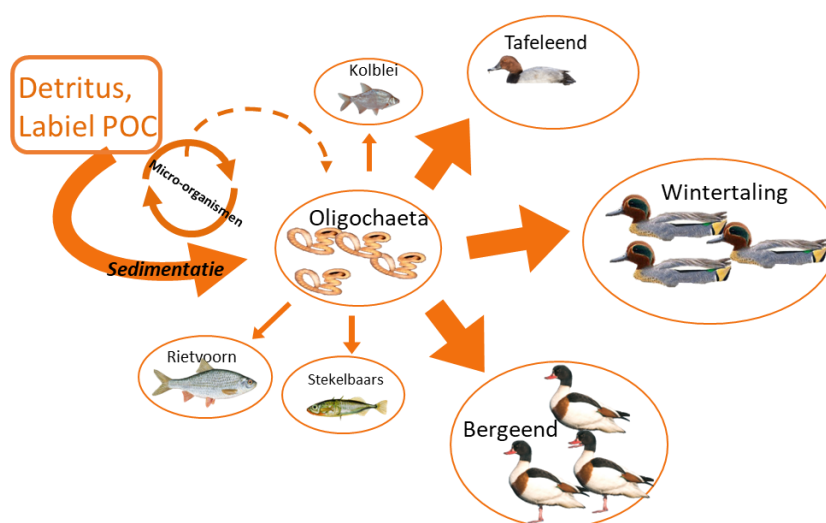
SLIKKEN – 2000-'03 (WINTER)

ZOET



SLIKKEN – 2003-'07 (WINTER)

ZOET



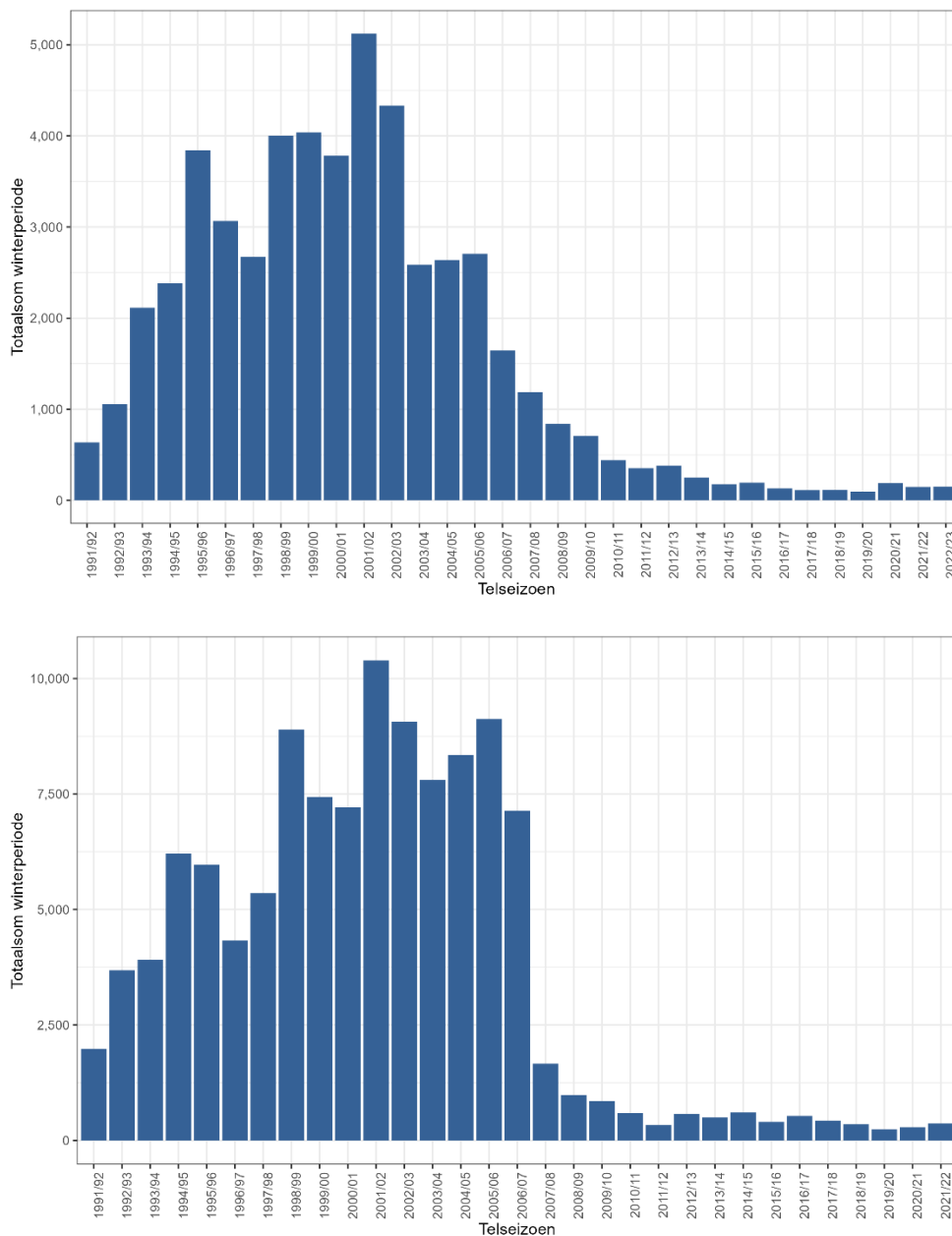
Figuur 3-5: Schematische weergave van de hoofdrolspelers en de belangrijkste energie doorstroomlijnen in het (intertidale) benthische voedselweb van de zoete Zeeschelde voor de winterperiode. Boven: 2000 – 2003, onder: 2003-2007.

winter

Tijdens de winterperiode arriveerden er vóór 2007 een grote hoeveelheid watervogels in de Zeeschelde om te overwinteren. Deze bonte bende bestond voornamelijk uit eenden, met op kop de wintertaling, aangevuld met pijlstaart, krakeend, tafeleend en wilde eend. De verandering in de aantallen overwinterende eenden was een van de meest opvallende manifestaties van de ecosysteemshift, en in de zoete Zeeschelde ook al eerder na de verbetering van de waterkwaliteit sinds 2003 (Van de Meutter et al., 2023). Dit wordt goed geïllustreerd aan de hand van de evolutie van de populatie overwinterende wintertalingen. Dit was numeriek de belangrijkste overwinterende eend in de Zeeschelde en is aangetoond een Oligochaeta-eter (Van de Meutter et al., 2023).

In de zoete zone was er een plotse afname van wintertaling vanaf 2003 met ongeveer een derde, en een verdere, eerder geleidelijke daling na 2007 (Figuur 3-6). In de oligohaliene Zeeschelde (zie verder) bleven de aantallen hoog tot ongeveer 2006–2007, om dan plotsklaps terug te vallen tot een kwart en al snel minder dan 5% van de aantallen tussen 2000–2007. Zoals eerder aangetoond in 2.1 zijn er sinds het jaar 2000 in de zoete zone drie periodes te onderscheiden met een apart systeemfunctioneren, en in het oligohalien slechts 2 periodes. Deze drie periodes manifesteren zich tot op het hoogste niveau van het voedselweb, wat het duidelijkst is tijdens de winter met de watervogels.

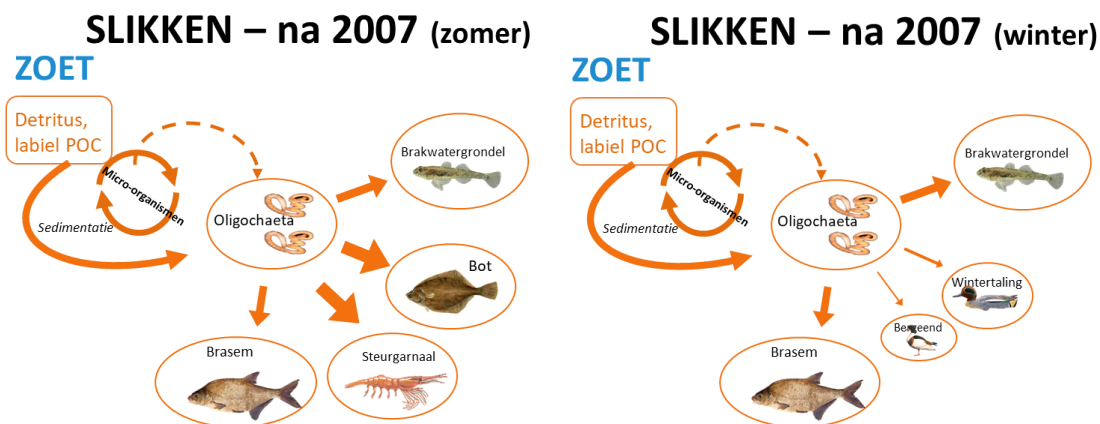
De twee hier behandelde periodes voor 2007 met apart systeem functioneren (2000–2003, 2003–2007) voor de zoete Zeeschelde verschillen in de winterperiode vooral door minder labiel koolstof, iets meer vis en vissoorten, lagere aantallen overwinterende eenden, en minder *Oligochaeta* (Figuur 3-5).



Figuur 3-6: Jaarlijks overwintertotaal (som over alle overwintermaanden, oktober – maart) van overwinterende wintertalingen in de zoete (boven) en de oligohaliene Zeeschelde (onder) voor de periode 1992–2022. Wintertaling was de talrijkste overwinterende watervogel, en is gekend als predator van Oligochaeta. Let vooral op de overgang van 2003 naar 2008.

In de periode na 2007 zien we het bentisch voedselweb verder aan belang verliezen. De hoeveelheid labiel koolstof in het POC nam waarschijnlijk nog verder af, de hoeveelheid Oligochaeta nam af, maar er kwamen geen andere macrobenthos soorten bij. De grote afname van Oligochaeta biomassa is niet per se het gevolg van minder labiel detritus (bottom-up), maar kan even goed het gevolg zijn van toegenomen predatie. Er kwamen immers een heleboel onderwaterpredatoren bij waarvan er enkele in Oligochaeta specialiseren: bot, langneussteurgarnaal en brakwatergrondel zijn de belangrijkste. Deze soorten zijn vaak maar een deel van het jaar aanwezig en volgen elkaar op tijdens de lente tot herfst. 's Winters vinden we enkel kleine aantallen brakwatergrondels en mogelijk foerageert volwassen brasem

dan ook op Oligochaeta. Samen met nog kleine aantallen overwinterende eenden, voornamelijk bergeend en wintertaling, vormen zij de top van het bentisch voedselweb tijdens de winter (Figuur 3-7).



Figuur 3-7: Schematische weergave van de hoofdrolspelers en de belangrijkste energie doorstroomlijnen in het (intertidale) bentische voedselweb van de zoete Zeeschelde. Links: zomerperiode (lente tot vroege herfst, een deel van de interacties verloopt niet synchroon maar eerder sequentieel), onder: winterperiode (late herfst-winter).

3.2 DE OLIGOHALIENE ZONE

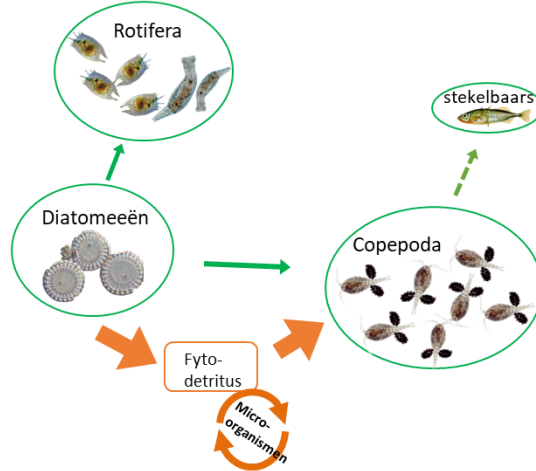
3.2.1 Pelagisch

Periode 2000–2007 (Figuur 3-8)

In tegenstelling tot de zoete Zeeschelde is het zoöplankton in de oligohaliene (en meer stroomafwaartse) Schelde in de hele periodes na 2000 afhankelijk van het lokaal fytoplankton, en dus niet van allochtoon detritus. Deze link is ofwel onrechtstreeks (cyclopoïde copepoden, vooral vóór 2007, zijn afhankelijk van fyto-detritus of micro-organismen die van het fyto-detritus leven) ofwel rechtstreeks (calanoïde copepoden, vooral na 2007, eten selectief fytoplankton). De pelagiale gemeenschap van hogere organismen was zo goed als afwezig vóór 2007, het zuurstofgehalte was te laag. Occasioneel, tijdens natte jaren, of tijdens de winter, als de debieten hoger liggen en er meer stormopzet is, de vervuiling meer verdund wordt, en het zuurstofverbruik lager ligt, komen er lage aantallen vissen voor (voornamelijk stekelbaars en rietvoorn).

PELAGISCH – vóór 2007

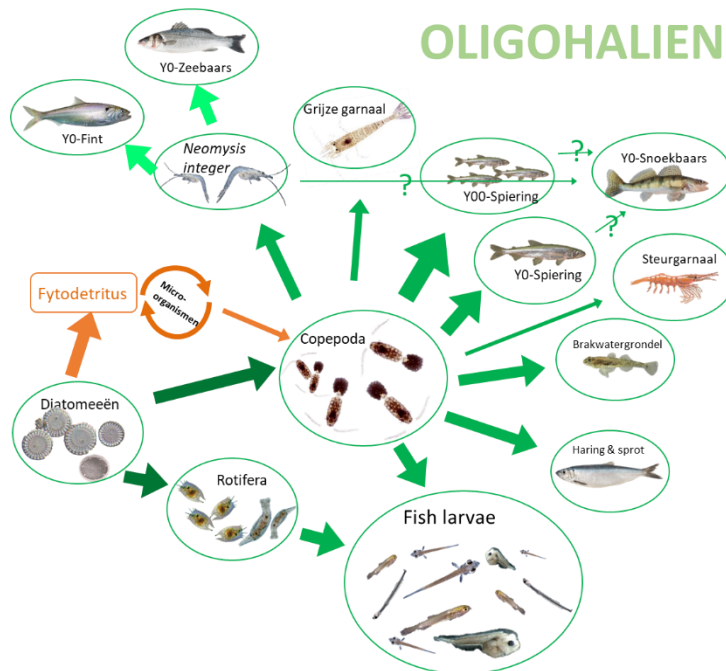
OLIGOHALIEN



Figuur 3-8: Schematische weergave van de hoofdrolspelers en de belangrijkste energie doorstroomlijnen in het pelagische voedselweb van de oligohaliene Zeeschede voor de periode 2000–2007.

PELAGISCH – na 2007

OLIGOHALIEN



Figuur 3-9: Schematische weergave van de hoofdrolspelers en de belangrijkste energie doorstroomlijnen in het pelagische voedselweb van de oligohaliene Zeeschede voor de periode na 2007. De getoonde interacties zijn vooral voor de periode lente–vroege herfst.

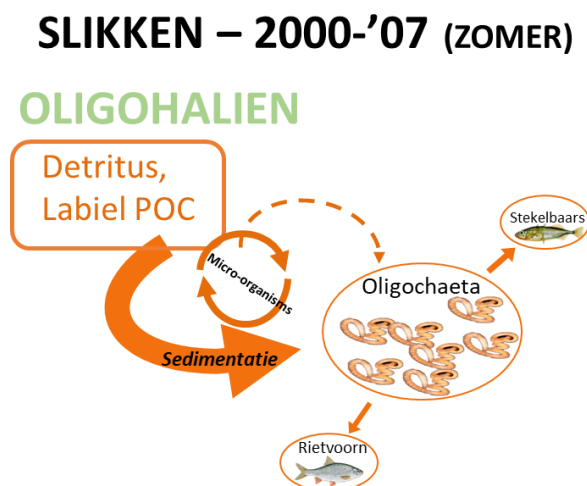
Periode 2007–heden (Figuur 3-9)

Na 2007 gebeurde een snelle, enorme uitbreiding van de diversiteit en complexiteit van het voedselweb. De constellatie van het voedselweb is in grote lijnen vergelijkbaar met de zoete zone, met als belangrijkste verschillen de grijze garnalen en haringachtigen (haring, sprot) als extra predatoren. Van snoekbaars is geen precies dieet gekend in dit deel van de Zeeschelde, maar vermoedelijk is de voornaamste prooi spiering, mogelijk aangevuld met *Neomysis* (Maes et al. 2003), garnalen en benthische prooien. Van jonge snoekbaars wordt vermoed dat ze vooral Gammaridae eet in de breuksteenzones (Van de Meutter et al., 2021). Dit geldt ook voor paling, die daardoor in het bovenstaande voedselwebmodel ontbreekt (maar zie Figuur 2-32). Over de breuksteenzone is de kennis beperkt, en we geven hier geen aparte hypothese mee over het voedselweb. De voorlopige kennis hierover staat bijeen geschreven in 2.2.2.

3.2.2 Benthisch

Periode 2000–2007 (Figuur 3-10, Figuur 3-11)

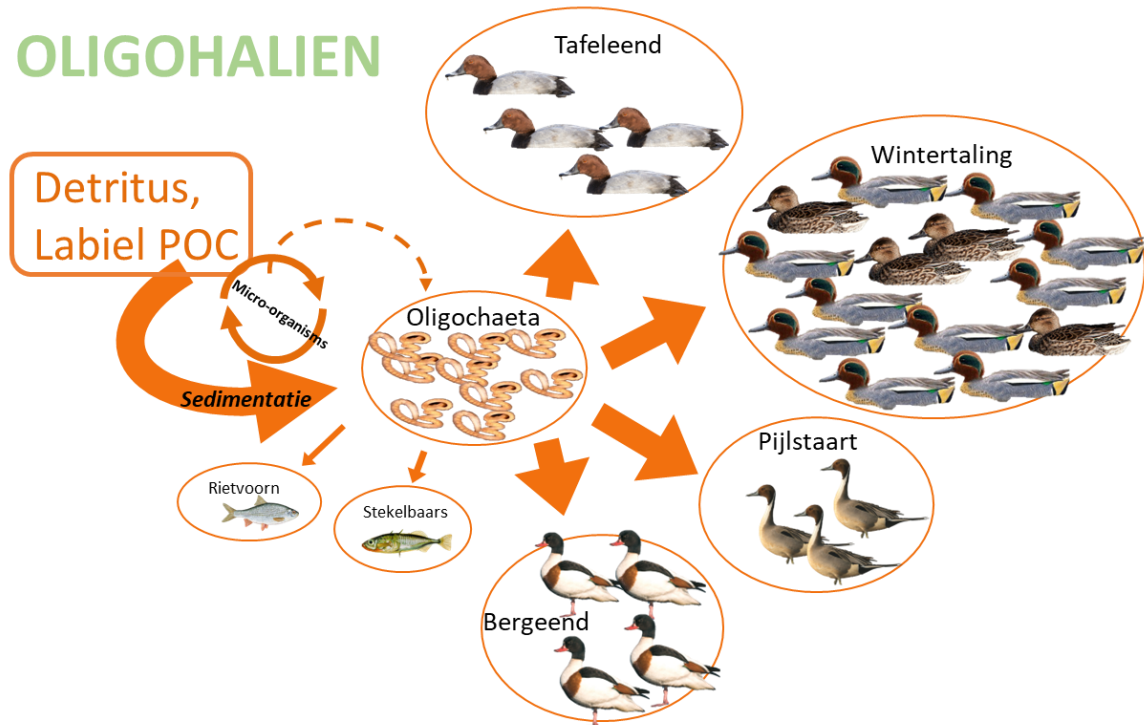
De toestand van het benthisch voedselweb in de oligohaliene zone vertoont grote gelijkenissen met dat in de zoete zone. Belangrijkste verschillen zijn dat de anoxie en hypoxie bleven duren tot 2006–2007 en dat de biomassa's en aantallen van de watervogels tijdens de winter nog groter waren. Ook vonden we hier enkele soorten die zeldzaam waren in het zoete deel, zoals bijvoorbeeld hoge aantallen van pijlstaart, mogelijk mede doordat de slikken hier groter zijn. Tijdens de zomerperiode waren er nauwelijks hogere trofische organismen, op wat stekelbaars en rietvoorn na, maar tijdens de winter waren er enorme aantallen watervogels.



Figuur 3-10: Schematische weergave van de hoofdrolspelers en de belangrijkste energie doorstroomlijnen in het (intertidale) benthische voedselweb van de oligohaliene Zeeschelde voor de zomerperiode in de periode 2000-2007.

SLIKKEN - VÓÓR 2007 (WINTER)

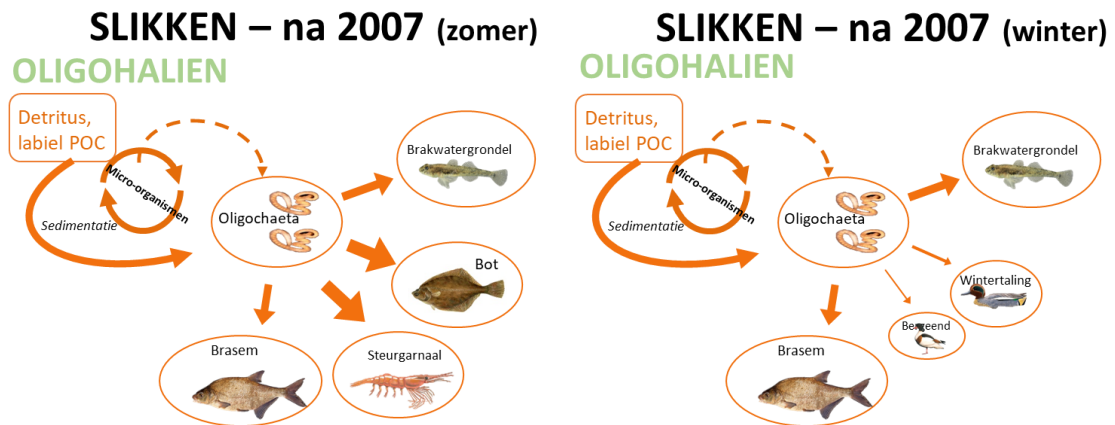
OLIGOHALIEN



Figuur 3-11: Schematische weergave van de hoofdrolspelers en de belangrijkste energie doorstroomlijnen in het (intertidale) bentische voedselweb van de oligohaliene Zeeschelde voor de winterperiode in de periode 2000-2007.

Periode na 2007 (Figuur 3-12)

Het bentisch voedselweb in de oligohaliene Zeeschelde vertoont zeer grote gelijkenissen met dat in de zoete zone. Dezelfde soorten nemen eraan deel, en dezelfde interacties voltrekken zich. Recent worden tijdens de zomer steeds vaker opstoten van saliniteit vastgesteld in de oligohaliene zone, en het verdient aandacht wat de precieze impact is op het macrobenthos. De dominante Oligochaeta die een centrale rol vervullen in het voedselweb zijn zoetwatersoorten die gevoelig zijn aan saliniteit, en dus nadeel kunnen ondervinden, maar voorlopig zijn er nog te weinig data om een duidelijk verband te leggen.



Figuur 3-12: Schematische weergave van de hoofdrolspelers en de belangrijkste energie doorstroomlijnen in het (intertidale) bentische voedselweb van de oligohaliene Zeeschelde. Links: zomerperiode (lente tot vroege herfst, een deel van de getoonde interacties verloopt niet synchroon maar eerder sequentieel), onder: winterperiode (late herfst-winter).

4 TEKORTKOMINGEN & KENNISLACUNES

4.1 HET BELANG VAN GEOMORFOLOGIE EN SUBSTRAAT VOOR HET VOEDSELWEB

Bovenstaande hypothesemodellen van het voedselweb gaan uit van een geomorfologisch statische Zeeschelde. Met andere woorden, de oppervlaktes van de ecotopen worden constant geacht, wat in de realiteit uiteraard niet het geval is. Vooral bij een veranderde balans tussen ecotopen kunnen belangrijke, niet-lineaire veranderingen optreden. Een inzichtelijk voorbeeld is het effect van een vaargeulverdieping op het pelagisch voedselweb. Een toenemende mengdiepte zorgt voor een afname in primaire productie door algen. Maar een vaargeulverdieping kan ook sterke effecten op vertroebeling en verzilting hebben, door een veranderde hydrodynamiek, en zelfs doorvertalen naar een andere balans tussen ecotoop-oppervlaktes (bv. opbollen van slikken). Toenemende hydrodynamiek en steilere oevers kunnen uiteindelijk de vraag doen toenemen naar verharding, met omzetting van intertidaal zacht substraat naar intertidaal hard breuksteen substraat. Daarbij ontstaat een totaal ander voedselweb met zowel andere macrobenthos prooidieren als andere toppredatoren (paling, snoekbaars, ...). De opgetelde effecten, die soms pas geleidelijk optreden kunnen zeer groot zijn.

4.2 VOEDSELWEBHYPOTHESES: VERIFICATIES NODIG

Alle hierboven getoonde voedselwebben zijn hypothesen op basis van huidige kennis. Het merendeel is gebaseerd op onderzoek met stabiele isotopen, waarbij met de toenmalige kennis en mogelijkheden prooien en predatoren onderzocht zijn. Dit type onderzoek is zeer gevoelig aan het ontbreken van mogelijke prooien in de analyses, en kan moeilijker om met diadrome soorten (zoals trekvissen) en omnivoren (alleseters), en kan moeilijker onderscheid maken tussen prooi-soorten met een gelijkaardig stabiele isotopensignaal. Hoewel hier rekening mee werd gehouden en technische hulpmiddelen zijn ingezet, blijft het sterk aangewezen om de hypothesen te verifiëren aan de hand van bijvoorbeeld maaganalyses bij vissen (o.a. volwassen bot, snoekbaars,...), of metabarcoding van faeces van watervogels (eenden en steltlopers).

4.3 CBOD, LABIEL DETRITUS EN HET DETRITAAL VOEDSELWEB

Deze studie werpt de hypothese op dat CBOD (*Carbonaceous Biological Oxygen Demand*) een proxy kan zijn van de beschikbaarheid van labiel detritus, en mogelijk van de totale draagkracht van het detritale bentische voedselweb in de zoete en oligohaliene Zeeschelde. Indien dit een goede proxy is, zou dit een zeer belangrijke stap voorwaarts zijn, omdat dit zou toelaten om de grootte (cf. draagkracht) van het detritaal voedselweb ruimtelijk en temporeel te modelleren, en in functie van wijzigende omstandigheden. Gezien de grote potentiële winst is volgend onderzoek prioritair:

- In verband met het temporele patroon van CBOD, is een beter begrip van de bronnen van (labiel) detritus belangrijk. De huidige kennis bouwt voort op studies die vooraf gingen aan de ecosysteemshift, terwijl het systeem danig veranderde. Daarnaast is het aangewezen om gedetailleerde experimenten te doen naar de bijdrage van microfytobenthos en labiel detritus aan de trofische processen in de biofilm en het biologisch actieve deel van slikken, in navolging van vergelijkbaar Nederlands onderzoek (Herman et al., 2000b).

In de recente periode kende Vlaanderen enkele zeer uitgesproken droogteperiodes (2017–2020), afgewisseld met normalere jaren, een jaar met enorme stortregens (waterbom, juli 2021) tot doorlopend zeer natte jaren (2024, eerste helft van 2025). Klimaatpredicties vertellen dat extremen nog zullen toenemen. Het is daarom zeker belangrijk om de impact van deze gebeurtenissen op het ecosysteem Zeeschelde en de weerbaarheid van het ecosysteem te kennen en te begrijpen. Bij de interpretatie van de MONEOS monitoring gegevens viel bijvoorbeeld al op, dat hyperbenthos (verzamelnaam van juveniele vis, garnalen, en aasgarnalen) na de waterbom in juli 2021 grotendeels uit de Zeeschelde verdwenen was (Van Ryckegem et al., 2023), wat ook verwacht werd op basis van eerdere analyses (De Neve et al., 2020). Dit heeft wellicht grote consequenties voor de kraamkamerfunctie van de Zeeschelde. Van langdurige droogtes is gekend dat ze het zoete turbiditeitsmaximum versterken, vertroebeling in de hand werken en hypoxische events kunnen veroorzaken. Bij droogtes kan de zoutwig verder doordringen, waardoor de omvang van het zoete getijdendeel in de Zeeschelde reduceert, terwijl in de geïmpacteerde zone met sterk veranderde saliniteit sessiele taxa waaronder macrobenthos en schorplanten sterk geïmpacteerd worden, wanneer deze niet kunnen omgaan met sterk variabele zoutgehaltes. Dit kan sterk verstorend werken op het voedselweb.

4.5 ONDERZOEK NAAR HET VOEDSELWEB VAN HARDE SUBSTRATEN

- #### 4.6 ONTPOLDERINGEN EN GEREDUCEERD GETIJ: NIEUWE GETIJDENATUUR

4.7 KWANTIFICEREN (EENVOUDIGE) TROFISCHE RELATIES : DRAAGKRACHT

4.8 SALINITEITSGRADIËNT EN MESOHALIEN

5 REFERENCES

- Adriaensen, F., S. Van Damme, E. Van Den Bergh, D. Van, R. Brys, T. Cox, S. Jacobs, P. Konings, T. Maris, W. Mertens, L. Nachtergale, E. Struyf, A. Van Braeckel, & P. Meire, 2005. Instandhoudingsdoelstellingen Schelde-estuarium, Universiteit Antwerpen, Rapport Ecobe 05R-82, Antwerpen.
- Amadei Martinez, L., K. Sabbe, R. Dasseville, I. Daveloose, T. Verstraete, F. Azémar, A. Claudine, M. Tackx, T. Maris, P. Meire, & W. Vyverman, 2023. Long-term phytoplankton dynamics in the Zeeschelde estuary (Belgium) are driven by the interactive effects of de-eutrophication , altered hydrodynam- ics and extreme weather events. *Science of the Total Environment* 860: 160402. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2022.160402.
- Anderson, T. R., D. W. Pond, & D. J. Mayor, 2017. The role of microbes in the nutrition of detritivorous invertebrates: A stoichiometric analysis. *Frontiers in Microbiology* 7: 1–13. DOI: 10.3389/fmicb.2016.02113.
- Appeltans, W., A. Hannouti, S. V. A. N. Damme, K. Soetaert, & R. I. K. Vanthomme, 2003. Zooplankton in the Schelde estuary (Belgium / The Netherlands). The distribution of *Eurytemora affinis* : effect of oxygen ?. *Journal of Plankton Research* 25: 1441–1445. DOI: 10.1093/plankt/fbg101.
- Bas, D. A., J. Vlaming, & T. Maris, 2023. Bepaling van benthische primaire productie in de Zeeschelde in 2020. Universiteit Antwerpen, Antwerpen. Pp.26.
- Bishop, M. J., & B. P. Kelaher, 2007. Impacts of detrital enrichment on estuarine assemblages: Disentangling effects of frequency and intensity of disturbance. *Marine Ecology Progress Series* 341: 25–36. DOI: 10.3354/meps341025.
- Boets, P., K. Lock, & P. L. M. Goethals, 2011. Shifts in the gammarid (Amphipoda) fauna of brackish polder waters in Flanders (Belgium). *Journal of Crustacean Biology* 31: 270–277. DOI: 10.1651/10-3357.1.
- Bouchereau, J. L., C. Marques, P. Pereira, O. Guelorget, S. M. Lourié, & Y. Vergne, 2009. Feeding behaviour of *Anguilla anguilla* and trophic resources in the Ingril Lagoon (Mediterranean, France). *Cahiers de Biologie Marine* 50: 319–332. DOI: 10.21411/cbm.a.704a37a9.
- Brandl, Z., 2005. Freshwater copepods and rotifers: Predators and their prey. *Hydrobiologia* 546: 475–489. DOI: 10.1007/s10750-005-4290-3.
- Breine, J., A. De Bruyn, L. Galle, I. Lambeens, J. Maes, I. Pauwels, & G. Van Thuyne, 2018. Monitoring van de visgemeenschap in het Zeeschelde-estuarium: Ankerkuilcampagnes 2017. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, 2018 (3). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.
- Breine, J., J. Maes, F. Ollevier, & M. Stevens, 2011. Fish assemblages across a salinity gradient in the Zeeschelde estuary (Belgium). *Belgian Journal of Zoology* 141: 21–44.
- Brion, N., M. A. Verbanck, W. Bauwens, M. Elskens, M. Chen, & P. Servais, 2015. Assessing the impacts of wastewater treatment implementation on the water quality of a small urban river

